

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Ekologie a ochrana prostředí

Ústav pro životní prostředí

Ochrana životního prostředí



Andrea Paulů

Faktory určující klíčení vzácných druhů

Factors determining germination of rare species

Bakalářská práce

Vedoucí závěrečné práce: doc. RNDr. Zuzana Münzbergová, Ph.D.

květen, 2014

Prohlašuji, že jsem tuto práci vypracovala samostatně pod vedením doc. RNDr. Zuzany Münzbergové, Ph.D. s použitím citované literatury.

Tato práce ani její podstatná část nebyla použita k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

Předložená tištěná verze je totožná s elektronickou verzí vloženou v SIS. Souhlasím s tím, aby práce byla vedena v evidenci knihoven a vypůjčovatelů.

19. 5. 2014

Andrea Paulů

Ráda bych poděkovala doc. RNDr. Zuzaně Münzbergové, Ph.D. za vedení bakalářské práce a za cenné rady. Také bych chtěla poděkovat Správě krkonošského národního parku zejména paní Ludmile Harčarikové za poskytnutí potřebných informací o klíčivosti vzácných rostlin, za rady a připomínky k tématu.

Abstrakt

Tato bakalářská práce je literární rešerší věnovanou ekologickým faktorům určující klíčení vzácných druhů cévnatých rostlin. Hlavním cílem práce bylo popsání faktorů ovlivňující klíčení a metodik užívaných pro jejich studium. Práce také popisuje projekty semenných bank, ekologii klíčení a význam studií klíčivosti. Tyto faktory ovlivňující klíčení budou v budoucnu aplikovány na data klíčivosti vzácných druhů, která nám byla poskytnuta Krkonošským národním parkem.

Abstract

This bachelor's thesis is a literature review about the ecological factors determining germination of rare species of vascular plants. The main aim was to describe the factors affecting germination and methodologies. This study also outlines projects of seed banks, germination ecology and the importance of studying germination. These factors affecting germination will be applied in future on the data germination of rare species which we were given the Krkonoše National Park.

Obsah

1. Úvod	7
2. Banky semen	8
2.1. Půdní semenná banky	8
2.2. Banky semen jako ochrana biodiverzity ex situ	9
2.2.1. Úmluva o biologické rozmanitosti	9
2.2.2. Podmínky pro uchování fytozenofondu	9
2.2.3. Mezinárodní a národní projekty semenných bank	9
2.2.4. Banka semen ohrožených druhů krkonošské flóry	10
2.3. Metodika sběru a testování semen	12
2.3.1. Sběr semen	12
2.3.2. Dny suchého skladování	12
2.3.3. Testy klíčivosti	13
3. Klíčení - přirozené i antropogenní aspekty	15
3.1. Smysl studií klíčivosti	15
3.2. Načasování klíčení v přírodě	15
3.3. Přirozená rizika pro semena uložená v půdě	16
3.4. Vliv člověka na klíčivost	18
3.5. Vliv změny klimatu	19
4. Faktory určující klíčení vzácných rostlin	21
4.1. Dormance semen	21
4.2. Velikost semen a její vliv na klíčení	24
4.3. Šíření semen	26
4.3.1. Anemochorie	27
4.3.2. Hydrochorie	28
4.3.3. Zoochorie	29
4.3.3.1. Endozoochorie	30
4.3.3.2. Epizoochorie	31
4.3.4. Myrmekochorie	32
4.3.5. Autochorie	33
4.4. Koexistence rostlin a souvislost s podmínkami klíčení	33
4.5. Vzácnost druhu	36

4.5.1. Vzácné a ohrožené druhy v Krkonoších	38
4.5.2. Endemismus	39
4.6. Vliv příslušnosti k čeledi	41
4.7. Délka života rostlin	42
4.8. Testování semen v genetické bance ve Vrchlabí	43
5. Závěr	45
Seznam použité literatury	46

1. Úvod

Tato bakalářská práce se věnuje klíčení vzácných rostlin a faktorům, které určují jejich optimální podmínky klíčení. Semenům rostlin je věnována pozornost v rámci projektů semenných bank, které představují uchování fytozenofundu a ochranu biodiverzity *ex situ*. Banky semen shromažďují a uchovávají semena různých rostlinných skupin od zemědělsky využívaných plodin až po semena druhů vzácných a ohrožených. Součástí těchto projektů je testování klíčivosti semen a hledání vhodných algoritmů prolomení dormance semen.

Šíření a klíčení semen je klíčový proces v celém životním cyklu rostliny. Vhodné načasování klíčení a úspěšnost semenáčků jsou důležité pro zachování populace rostlin na daném stanovišti (Fenner a Thompson, 2005). Klíčení většiny rostlin vyžaduje určitý sled teplot. Kvetení a tvorba plodů je do jisté míry také ovlivněna teplotou, proto není překvapující, že se fázi reprodukce zabývají ekologové i z pohledu klimatické změny. Klíčivost však člověk může ovlivnit i přímo a to využíváním a únikem některých látek, jako jsou pesticidy nebo ropné látky, i z těchto důvodů je problematika klíčivosti studována. Pochopení procesů, které řídí klíčení, posílí plánování efektivní kontroly plevelů, propagaci přirozených stromů, keřů lián, bylin a trav. V neposlední řadě lze tyto znalosti využít při regeneraci zničených ekosystémů. Navíc tyto znalosti napomáhají porozumět konceptům, jako jsou rostlinné strategie reprodukce, znaky životní historie, adaptace na stanoviště a fyziologické procesy (Baskin a Baskin, 2001).

Ekologové studují semena a klíčivost z různých pohledů. Cílem této práce je představit projekty bank semen a mechanismy a vlivy působící na klíčení rostlin v přírodě. Hlavní náplní je pak vytvořit si rámec možných společných jmenovatelů, které by vedly k podobným optimálním podmínkám klíčení rostlin. Ne všechny druhy klíčí ve stejných podmínkách, některé druhy vyžadují např. světlo a vysoké teploty, jiné tmou a chladnou stratifikaci. Avšak mnoho druhů má tyto optimální podmínky podobné. Jako možné společné faktory, které by k těmto podmínkám klíčení mohly vést, jsem zvolila typ dormance, velikost semen, mód šíření semen, koexistenci druhů ve společenstvu, tedy zda se ve společenstvu vyskytují druhy spíše s podobnými vlastnostmi nebo naopak rozdílnými, dále vzácnost druhu a endemismus, příslušnost rostlin k čeledi a délku jejich života.

2. Banky semen

2.1. Půdní semenná banka

Zralá semena opouští mateřskou rostlinu a dřív nebo později skončí na zemském povrchu. Klíčení může nastat okamžitě po dopadu semen na zem. Pokud semena neklíčí okamžitě, jsou uložena na nebo uvnitř půdy. Této formě uložení se říká půdní semenná banka (Fenner a Thompson, 2005). Jak dlouho si semena udrží životaschopnost, závisí na několika faktorech například půdních podmínkách, typu stanoviště a stupni disturbance. Hlavním faktorem jsou však charakteristiky samotného druhu.

Bylo zjištěno, že velikost semen a jejich perzistence jsou nepřímo úměrné. Ne vždy je však vzrůst trvanlivosti semen spojen s redukcí jejich velikosti, jelikož trvanlivost nezávisí pouze na velikosti, ale i na dalších znacích převážně fyziologických. Také platí, že jednoleté nebo dvouleté rostliny mají téměř všechny více perzistentní semena než jim příbuzné vytrvalé rostliny (Thompson et al., 1998).

Zdrojem variability mezi dlouhověkostí semen je dále typ půdy, hloubka uložení a stupeň disturbance, přičemž půdní typ není tak významný jako další dvě jmenované. Je známo, že hlouběji uložená semena vydrží déle než mělce uložená (Thompson et al., 1997). Rostliny ze stanovišť stabilních a relativně nedisturbovaných jako jsou lesy nebo pastviny mají všeobecně nižší vytrvalost semen, zatímco rostliny z více distubovaných stanovišť jako jsou orná pole a narušená místa mají semena s vysokou perzistencí (Thompson et al., 1998).

Vertikální rozmístění semen v půdě je takové, že starší semena jsou uložena hlouběji než mladší, což koresponduje s tvrzením některých autorů, že pouze semena na povrchu mohou vyklíčit, jelikož k hlouběji pohřbeným semenům se nedostane světlo (Thompson et al., 1997), tím by se výhoda dlouhověkosti hlouběji uložených semen omezila, to však neplatí pro druhy, které dobře klíčí i ve tmě.

2.2. Banky semen jako ochrana biodiverzity *ex situ*

2.2.1. Úmluva o biologické rozmanitosti

Význam druhové diverzity je pro život člověka nevyčíslitelný, ať už se jedná o ekosystémové služby nebo estetickou hodnotu krajiny. Vhodným příkladem významu biodiverzity může být rozšíření chorob či škůdců v důsledku monokultur. Jako podpora a ochrana biodiverzity byla přijata Úmluva o biologické rozmanitosti (Convention on Biological Diversity - CBD) v roce 1992 v Rio de Janeiru, kterou Česká republika podepsala v roce 1993 (Předpis č. 134/1999 Sb.).

Úmluva obsahuje myšlenku, že pro ochranu biodiverzity je důležitá ochrana ekosystémů a biotopů *in situ*. Metody *ex situ* jsou považovány za doplňující metodu. Mezi tyto metody patří i snaha uchovat fytozogenofond zejména planých ale i zemědělských rostlin (Harčariková a Zahradníková, 2010), jelikož rostliny tvoří základ ekosystémů, ve kterých všichni živočichové včetně člověka žijí, poskytují ekosystémové služby jako je produkce kyslíku, odstraňování oxidu uhličitého z ovzduší, čištění vzduchu a vody, poskytují lidem potraviny, léčiva nebo stavební materiály (Int 2).

2.2.2. Podmínky pro uchování fytozogenofonu

Uchovávání fytozogenofonu probíhá tak, že se semena rostlin skladují při nízkých teplotách (-18°C), při nízké vlhkosti v hermeticky uzavřených skleněných obalech pro zachování jejich životaschopnosti do budoucích desetiletí, předpoklad je 50 let (Harčariková a Zahradníková, 2010). V případě potřeby pak lze semena použít pro posílení nebo úplnou obnovu původních populací (Thompson et al., 1997; Int 3). Dostatečné množství semen pro dlouhodobé uchování je 1 000. Klíčivost je opět zkoušena po deseti letech uchovávání, a pokud klesne pod 75% vstupního testu, je vzorek obnoven (Harčariková a Zahradníková, 2010). Fytozogenofond se udržuje i vegetativně. V roce 2001 Výzkumný ústav rostlinné výroby v Praze udržoval 17,3% genofonu vegetativně (Bareš et al., 2002). Tento způsob se využívá např. pro ohrožené druhy, u kterých zůstalo jen jedno pohlaví (Harčariková, ústní sdělení).

2.2.3. Mezinárodní a národní projekty semenných bank

Mezinárodním projektem v rámci zachování fytozogenofonu je Millennium Seed Bank Project koordinovaný Královskou botanickou zahradou v Kew ve Velké Británii. Práce s partnery tohoto projektu z 80 zemí přinesla úspěch v uložení přes 11% světových planých

druhů a cílem tohoto projektu do roku 2020 je uložit semena 25% těchto druhů, což je okolo 75 000 druhů (Int 4).

Projekty semenných bank v jednotlivých státech jsou různě intenzivní. Například Norsko má projekt Svalbard Global Seed Vault, nazývaný také „jeskyně soudného dne“. Účelem je uložit duplikáty ze sbírek semen zemědělských plodin z celého světa. Tato semena jsou uchovávána v trvale zmrzlé půdě uvnitř pískovcové hory na Špicberkách. Permafrost a silné kameny, tak zajistí, že i v případě výpadku napájení, budou vzorky semen stále v chladu. Norská banka má již více než 700 tisíc vzorků, pocházejících z celého světa (Int 1). V Austrálii The Australian National Botanic Gardens National Seed Bank je neustále se rozrůstající sbírkou semen původních druhů, zejména pak semen z australských Alp a lučních společenstev plošiny Nového Jižního Walesu. Historie sběru v australské National Seed Bank sahá až do počátku 60. let 20. století a má okolo 5 500 vzorků z 3 000 rostlinných taxonů (Int 5). Národní semenné banky mají povinnost si mezi sebou vzorky semen vyměňovat pro vědecké a šlechtitelské účely (Harčariková, ústní sdělení).

Česká republika zahájila projekt semenné banky v roce 1988 na půdě Výzkumného ústavu rostlinné výroby v Praze – Ruzyni. V současné době je v genetické bance uloženo více jak 40 000 genetických zdrojů, což je 96% českých kolekcí generativně množených druhů, které jsou využívány pro výživu a zemědělství. Toto pracoviště je zodpovědné za ukládání a hodnocení rozsáhlých sbírek pšenice, ozimého ječmene a dalších obilovin jako je pohanka, proso, laskavec nebo čirok (Int 6). Ve výzkumném ústavu je také uložena základní sbírka semen ohrožených druhů Krkonoš, která v roce 2012 čítala 208 vzorků semen ze 114 taxonů (Harčariková a Zahradníková, 2013). Dalším pracovištěm působícím v této oblasti je Vlastivědné muzeum v Olomouci, které shromažďuje semena ohrožených druhů a z části je vystavuje spolu s obrazovou dokumentací a daty o charakteristikách lokalit. Jedná se tak o ojedinělou prezentaci ohrožených druhů rostlin v České republice (Int 3). Dalším pracovištěm na území ČR je genetická banka oddělení ochrany přírody Krkonošského národního parku ve Vrchlabí. Vzhledem k významu tohoto pracoviště pro moji práci věnuji jejich projektu větší pozornost v následující podkapitole.

2.2.4. Banka semen ohrožených druhů krkonošské flóry

Základní sbírka semen ohrožených druhů je ve VÚRV v Praze. Projekt sběru a ukládání semen ohrožených druhů Krkonoš v genetické bance ve Vrchlabí byl zahájen v roce

2000 a slouží jako sbírka duplicitní. (Harčariková a Zahradníková, 2010). Projekt si klade za cíl přispět k záchraně fytozofondu cévnatých rostlin Krkonoš, dále zjišťuje údaje o hmotnosti semen, dokumentuje jejich vzhled a velikost pomocí mikrofotografií a získává informace o klíčení semen v definovaných podmínkách, případně nalézá vhodné algoritmy klíčení (Harčariková a Zahradníková, 2013). Uchovávání semen krkonošských druhů má nadregionální význam, jelikož v Černém a červeném seznamu cévnatých rostlin Krkonoš je zařazeno 395 taxonů, 308 taxonů je zařazeno v Černém a červeném seznamu cévnatých rostlin České republiky a téměř 130 taxonů je zvláště chráněno dle Vyhlášky MŽP ČR č. 395/92 Sb. (Harčariková a Zahradníková, 2010).

V roce 2012 čítala duplicitní sbírka ve Vrchlabí 139 vzorků semen z 89 taxonů, přičemž mezi roky 2010 – 2012 přibýlo 73 vzorků semen z 53 taxonů (Harčariková a Zahradníková, 2013). Semena jsou přednostně sbírána na původních lokalitách z důvodů genetické čistoty. V případě nedostatečného množství semen se sběr opakuje ve více letech. Pokud je stav rostlin, který ani do budoucna nedává naději na úspěšný odběr dostatečného množství semen, přistupuje se ke sběru semen z genofondové zahrady v areálu Správy krkonošského národního parku, stejně tak v případě ochrany původní populace rostlin (Harčariková a Zahradníková, 2010). Součástí snahy o zachování fytozofondu je i sad starých odrůd ovocných dřevin, které rostly na území tohoto pohoří (Int 7). Sad se nachází v areálu klášterní zahrady ve Vrchlabí, ve které je i výše zmíněná genofondová zahrada. Genofondová zahrada slouží hlavně jako zásobárna semen pro testy, jejichž cílem je zjištění způsobu odstranění dormance semen (Harčariková a Zahradníková, 2013). Slouží také pro zjištění ekologických nároků druhů, zjištění optimálního způsobu pěstování a pro případné posilování či obnovení populací (Harčariková, ústní sdělení). Rostliny genofondové zahrady byly vypěstovány ze semen krkonošského původu (Harčariková a Zahradníková, 2013).

Důležitou součástí procedur je právě stanovení metodiky, jak odstranit dormanci semen. To slouží ke stanovení klíčivosti před uložením a později ke kontrolním testům. Stanovení této metodiky probíhá tak, že je současně založeno několik testů klíčivosti, které probíhají v odlišných podmínkách např. teplotní stratifikace, různý světelný režim nebo použití růstových stimulátorů (Harčariková a Zahradníková, 2010). Z těchto testů je získáván procentuální poměr semen schopných vyklíčit a také informace o typu popřípadě typech klíčení, které danému druhu vyhovují.

2.3. Metodika sběru a testování semen

2.3.1. Sběr semen

Semena by nikdy neměla být sbírána, pokud nejsou zcela zralá. Většina druhů neklíčí, pokud nejsou zcela zralá, a když jsou pak semena ve vlhkém substrátu, mohou být rychle pokryta plísní. Oproti tomu semena některých druhů jsou schopna vyklíčit několik dní po odkvetení. Procentuální vyklíčení semen se pak může lišit u nezralých semen a zralých, i když se jedná o stejný druh, některé druhy dokonce v nezralosti semen klíčí rychleji než ve zralosti. Zralá semena některých druhů neklíčí, protože semenné obaly nepropouští vodu, v tomto případě je třeba semenné obaly narušit (Baskin a Baskin, 2001).

Jednoduché pravidlo, kdy sbírat semena je doba, kdy se semena v přírodě začínají šířit. Některé druhy se nešíří po několik měsíců po zrání, během tohoto času suchá semena zůstávají připoutána k mateřské rostlině. U těchto druhů, nešířící se semena by měla být sbírána ve zralosti a v pravidelných intervalech dokud nenastane rozšiřování. Protože nešířící se semena mohou procházet změnami v jejich odpovědích klíčení, mohou klíčit na širší nebo užší škále vnějších podmínek než by klíčili na počátku (Baskin a Baskin, 2001). Velikost, barva, stupeň suchosti semen a relativně lehké oddělení semeníků od mateřské rostliny, to jsou znaky, dle kterých je třeba se při sběru řídit (Baskin a Baskin, 2001; Harčariková a Zahradníková, 2010).

2.3.2. Dny suchého skladování

Studie klíčivosti by měli být započaty krátce po sběru semen, nejlépe během 7-10 dní. Důvodem k okamžitým testům je, že během suchého skladování při pokojové teplotě mohou nastat změny v klíčivosti. Např. dle pokusů čerstvá semena *Uniola paniculata* klíčila okolo 10% ve vodě a okolo 40% v kyselině gibberelové, ale po 4 měsících suchého skladování maximum klíčivosti bylo okolo 2%. Na druhou stranu, čerstvá semena *Viola cirratum* neklíčila při žádné teplotě, ale po 4 měsících suchém skladování vyklíčila v maximu 94% (Baskin a Baskin, 2001). I relativní vlhkost suchého skladování může ovlivnit ztrátu při klíčení. Většina semen odumře při relativní vlhkosti 70-100% (Baskin and Baskin, 2001).

Možnost jak zabránit fyziologickým změnám, je skladovat při nízkých teplotách, ale i tak se u některých semen může změnit klíčivost. Pro jejich skladování musejí být zajištěny stejné podmínky, které by panovaly v jejich přirozeném prostředí během rozšiřování a klíčení. (Baskin a Baskin, 2001).

2.3.3. Testy klíčivosti

Klíčení vyžaduje nasátí vody, rapidní vzrůst respirační aktivity, mobilizaci živin a iniciaci růstu embrya (Fenner a Thompson, 2005). Během samotných testů klíčivosti je třeba hlídat parametry jako je množství vody, pH, teplotu a světelný režim. Důležitou roli, ještě před zahájením testů hraje, i vlhkost semen, jelikož u některých druhů je sušení prerekvizitou klíčení. Vyšší procento klíčení se dosáhne, pokud jsou semena vysušována na mateřské rostlině, než když je vysušíme, až po sběru. Velké množství semen může být vysušena o 2-5%, ale někdy už úbytek vlhkosti o 0,5% souvisí se ztrátou životaschopnosti. U některých druhů semena neztrácí vlhkost, v době kdy jsou na mateřské rostlině a jejich vlhkost se blíží 100%, vlhkost ztrácí, až když jsou rozšiřována (Baskin a Baskin, 2001).

Voda

Důležitou otázkou při testování je kolik vody přidávat. Klíčivost může být inhibována jak nedostatkem vody, tak může být inhibována, pokud je vody přebytek. V písčitém nebo jiném substrátu, je-li to klíčící substrát, je voda přidávána, dokud poslední zrnko půdy nebo písku už není zbarveno. V případě vlhkého filtračního papíru, se voda přidává, dokud papír není saturovaný a následným podržením misky na bok přebytečná voda odteče z papíru. Miska inkubovaná na světle musí být kontrolována v pěti denních intervalech a voda přidávána, pokud je třeba. Misky ve tmě by neměly být otevřeny, dokud neskončí test klíčivosti (Baskin a Baskin, 2001).

pH

Semena mnoha rostlin klíčí velmi dobře v široké rozmezí pH, ale některé druhy klíčí ve vysokých procentech pouze ve specifickém pH, např. *Campanula vulgaris* klíčí při pH 4, při pH 7 klíčí *Bidens bitternata* a při pH 8 klíčí *Euphorbia thymifolia*. International Seed Testing Association doporučuje, že písčito - vodní systémy pro klíčení semen by měl mít pH 6-7,5 (Baskin a Baskin, 2001).

Teplota

Střídavé teploty jsou obvykle favorizovány při klíčení než teploty konstantní. V přirozených podmínkách jsou semena obvykle také vystavena střídajícím se, ne konstantním, teplotám. Bylo ustanoveno, že denní periody teplot vyšších nebo nižších musí být od 4,5 do 8h pro získání vyšších procent klíčivosti u semen vyžadujících střídání teplot

(Baskin a Baskin, 2001). V pokusech bylo zaznamenáno, že vyšší procento vyklíčených semen je, pokud rozdíl mezi vysokou a nízkou teplotou je 10°C nebo více. Avšak u některých druhů pro stimulaci klíčení stačí rozdíl teplot pouze o 1°C. Optimum nejvyšší teploty závisí na druhu, např. u *Apium graveolens* je to 22 -25°C, 45°C je to u *Sorghum halepense* (Baskin a Baskin, 2001). Změny teploty interagují s dalšími vnějšími faktory, zahrnující světlo, dusík, stupeň nasycení půdy, koncentrace kyslíku, věk semen a stupeň aktivity fytochromu pro kontrolu klíčení (Baskin a Baskin, 2001).

Déle lze obecně říci, že pokud jsou semena šířena na podzim, potřebují chladnou stratifikaci, zatímco semena šířena na jaře potřebují teplou stratifikaci. Semena jsou umístěna ve vlhkém substrátu, kdy teploty se mění tak, aby představovaly zimu (chladná stratifikace) nebo léto (teplá stratifikace). Efektivní teploty pro chladnou stratifikaci jsou 0-10°C, s tím že 5°C je optimální pro většinu druhů, rozmezí efektivních teplot teplé stratifikace je 20-35°C s optimem 20-25°C, takto jsou simulovány letní teploty (Baskin a Baskin, 2001).

Světlo vs. tma

Semena druhů, která nemají dormanci, klíčí stejně dobře na světle i ve tmě, u jiných druhů klíčí ve vyšších procentech na světle než ve tmě a několik relativně málo druhů klíčí ve vyšších procentech spíše ve tmě než na světle. Semena vyžadující světlo jsou obvykle druhy, které klíčí na jaře po vystavení nízkým zimním teplotám, zatímco ostatní druhy klíčí na podzim po expozici vysokým teplotám v létě. Semena potřebují být inkubována na světle po maximální dobu 12-14 hodin každý den, a doba denní světelné periody by se měla shodovat s dobou denní nejvyšší teplotní periody. Krátkodenní semena mají určitou maximální fotoperiodu příznivou pro klíčení a klíčení je inhibováno kontinuálním světlem. Ale klíčení dlouhodobních semen vzroste se vzrůstem délky denní světelné periody a kontinuální světlo nepůsobí jako inhibitor (Baskin a Baskin, 2001).

Opakování testů

Na závěr je vhodné zmínit i počet opakování testů, jelikož je lepší mít několik menších opakování než jeden velký vzorek semen v každém vedeném testu (Baskin a Baskin, 2001).

3. Klíčení – přirozené i antropogenní aspekty

3.1. Smysl studií klíčivosti

Ať už studujeme klíčivost z pohledu globálních změn, vlivu člověka na klíčení nebo se studia zabývají přirozenými mechanismy reprodukce, všechny tyto znalosti nám umožní lepší ochranu již ohrožených populací a biodiverzity jako takové. Znalosti o tom co řídí klíčení semen, posílí plánování efektivní kontroly plevelů, propagaci přirozených stromů, keřů, lián, bylin a trav a regeneraci zničených ekosystémů. Navíc pomáhá porozumět konceptům, jako jsou rostlinné strategie reprodukce, znaky životní historie, adaptace na stanoviště a fyziologické procesy (Baskin a Baskin, 2001). V neposlední řadě je studium klíčivosti důležité pro banky semen, kdy je nutné znát mechanismy k prolomení dormance semen.

3.2. Načasování klíčení v přírodě

Klíčení je kritické stádium, které zajišťuje reprodukci a kontrolu dynamiky rostlinných populací a vyžaduje nasátí vody, rapidní vzrůst respirační aktivity, mobilizaci živin a iniciaci růstu embrya (Fenner a Thompson, 2005). Obvykle vytvoření kořínku je kritické pro klíčení. Ačkoliv, výhonek se může objevit první nebo se kořínek a výhonek mohou objevit současně (Baskin a Baskin, 2001). Každý druh má charakteristické období pro klíčení, které je buď kratší, nebo delší. Pro mnoho druhů je doba, kdy je klíčení možné, docela omezená např. pouze v létě, na jaře nebo ve vlhkém období. Naopak pro některé druhy je období pro klíčení velmi dlouhé i celá vegetační sezóna. Klíčení může být ovlivněno klimatickými faktory, inhibitory, věkem semen nebo semennými obaly. Co kontroluje načasování klíčení, vyžaduje informace o semeni, vnějších podmínkách stanoviště, a jak ovlivňuje doba zrání semen klíčení (Baskin a Baskin, 2001).

Nejdůležitějším abiotickým faktorem kontroly časování klíčení je teplota. Sezónní klima a teplota jsou totiž dobrými indikátory jaká část roku je, a proto jsou určující (Fenner a Thompson, 2005). U většiny druhů je dormance prolomena stratifikací v nízkých teplotách, ačkoli málo druhů si získalo schopnost klíčit při teplotách pod 10°C (Schütz, 2000). Klíčení obvykle nenastává během léta, protože půda bývá vyschlá (Schütz, 2000; Baskin a Baskin, 2001). Na podzim, ačkoliv teploty klesají, klíčení vzrůstá, jelikož i doba, kdy v půdě setrvává vlhkost, vzrůstá (Baskin a Baskin, 2001). Riziko spočívá v tom, že citlivé semenáče musí

překlenout dobu s omezenou délkou růstové periody a možností mrazu (Schütz, 2000). Semena rozšiřována na podzim nebo na začátku zimy, obvykle odloží klíčení do jara (Baskin a Baskin, 2001).

Důležitou součástí načasování klíčení je i odpověď semen na světlo. Schopnost detekovat různá spektra světla v okolí umožňuje semenům mít kontrolu nad tím, kde a kdy vyklíčit. Šance úspěšného klíčení může být určena i tím, kde je semeno uloženo, zda v půdě nebo na jejím povrchu. Pokud je semeno na povrchu tak stupeň zastínění může být rozhodující, obzvláště v půdopokryvném typu vegetace. V každém případě, schopnost detekovat intenzitu, kvalitu nebo periodicitu světa opatřuje semenům informaci, které potřebují o svém okolí (Fenner a Thompson, 2005).

Klíčení ve správný čas a na správném místě do značné míry určuje schopnost semenáček přežít do dospělosti. Není překvapující, že charakteristiky dormance a schopnost vyklíčit je pod silný selekčním tlakem, a jsou považovány za klíčové prvky v rostlinných strategiích života (Schütz, 2000).

3.3. Přirozená rizika pro semena uložená v půdě

Drtivé většině rozšířených semen se nepovede stát se semenáčkem. Jejich osud po disperzi závisí na biotických i abiotických ekologických faktorech (Koike et al., 2012). Mohou se stát součástí potravy, typickými pojídači semen jsou granivorní savci (např. hlodavci), ptáci (např. pěnkavy) a hmyz (např. brouci a mravenci), ale taxonomický rozsah živočichů živících se semeny je široký a zahrnuje i slimáky, ryby nebo kraby (Fenner a Thompson, 2005). Existuje mnoho faktorů ovlivňujících potravní aktivitu živočichů. Mezi nejčastěji zvažované patří množství semen, struktura vegetace, akumulace rostlinného odpadu na zemském povrchu nebo vzdálenost stanoviště živočicha od mateřské rostliny (Alcántara et al., 2000). Poměr pozřených semen se velmi liší mezi druhy, stanovištěm a roky, ale často je extrémně vysoký. Kde je semenná predace koncentrována na rostlinný druh, který je ve společenstvu dominantní, může to mít významný vliv na druhové složení a strukturu společenstva (Fenner a Thompson, 2005). Pravděpodobnost, že semeno bude pozřeno, závisí na několika faktorech např. na snadnosti semeno lokalizovat. Semena uložená v půdě zůstanou pravděpodobně neobjevena, zatímco semena ležící na povrchu mohou být objevena

snadněji (Koike et al., 2012). Živočichové nepáchají požitím semen jen škodu, mnoho z nich je také jejich důležitými šířiteli.

Některá semena mohou být napadena patogeny, jelikož půdní okolí je bohaté na mikroorganismy, jako jsou bakterie a houby, a mnoho z nich jsou potencionální nebezpečím pro semena (Fenner a Thompson, 2005). Někteří autoři dokonce předpokládají, že druhově specifické patogeny mohou mít hlavní vliv na složení společenstva, nejen bylinného patra. Zdá se totiž, že omezení jako výsledek vysoké mortality mezi semeny a semenáčky je důležitým fenoménem pro mnoho stromů (Pringle et al., 2007). Mnoho testů už zahrnovalo pokusy s přidáním fungicidních přípravků do půdy a výsledkem bylo vyšší přežití semen. Je zde také důkaz o tom, že alespoň některé druhy mohou být schopny odolávat napadení patogenů díky chemickým látkám přítomným v semeni, které mají obranu funkci vůči houbovým onemocněním. Také některé bakterie nalezeny na běžně rozšířených semenech mají schopnost zabránit houbovým onemocněním (Fenner a Thompson, 2005).

Další možností ztráty semen je, že klíčení nastane příliš hluboko a klíček nedosáhne k povrchu, jelikož vyčerpá všechny své zásoby. Hloubka, ze které semeno může bezpečně vzcházet, bude záviset na velikosti semene. Každý druh má charakteristickou hloubku, ve které se vyskytuje nejčastěji a maximální hloubku, ze které ještě může úspěšně vyklíčit (Fenner a Thompson, 2005). Ve studii probíhající v Japonsku, kde bylo zkoumáno ukládání semen do půdy za pomoci brouků, bylo zjištěno, že klíčení druhů *Prunus*, *Swida controversa* a *Vitis coignetiae* bylo hloubkou uložení ovlivněno. Klíčivost semen uložených v hloubce 1 – 4cm byla jednoznačně vyšší než u semen uložených ve větší hloubce (Koike et al., 2012).

Velká část semen jednoduše časem ztratí vitalitu a odumře. Rychlost stárnutí semen je určen druhem, vlhkostí obklopující semeno, teplotou a dobou uložení semen v půdě. Všeobecně chladné a suché podmínky uložení prodlouží životaschopnost semen, ale podmínky v přirozené půdě jsou variabilní jak v čase tak prostoru. Pohřbená semena jsou tak vystavena dlouhodobému vlhku i cyklům sucha stejně tak fluktuaci teploty. Fyziologické příčiny stárnutí nejsou příliš známy (Fenner a Thompson, 2005).

3.4. Vliv člověka na klíčivost

V dnešní době je vliv člověka patrný ve všech sférách. Využíváním pesticidů, zpracováváním rud nebo nakládáním s odpady se do půdy dostávají rozličné látky a není překvapením, že mohou působit i na semena uložená v půdě. Tato problematika je studována spíše z pohledu zemědělského a je velmi obsáhlá. Já se v této kapitole budu stručně věnovat čtyřem skupinám látek, které se do půdy dostávají poměrně často a snadno, a mají negativní nebo pozitivní vliv na klíčivost semen.

Běžným zemědělským využíváním půdy se do ní dostávají herbicidy. Závisí na druhu rostliny a koncentraci herbicidu, zda bude klíčení posíleno, redukováno nebo neovlivněno. Všeobecně nízké koncentrace některých herbicidů mohou stimulovat klíčení, oproti tomu vysoké koncentrace klíčení inhibují (Baskin a Baskin, 2001). Česká zemědělská univerzita v Praze testovala vliv herbicidu Roundup na klíčivost plevelné řepy. A z průměru všech testovaných roků bylo patrné, že tento herbicid měl spíše stimulační účinky. Oproti kontrolnímu vzorku se klíčivost zvýšila o 1,92% (Hnilička et al., 2012). Déle bylo zjištěno, že rezidua herbicidu s – trizine mohou způsobit poškození klíčivosti semen. Některé herbicidy jsou navíc perzistentní a mohou v půdě setrvávat několik měsíců (Dalvi et al., 1972) a ne vždy je aplikace herbicidů přesná a může zasáhnout i okolí cíle.

Do půdy se mohou dostat i ropné látky, ať už pravidelnými úniky nebo při haváriích. Pro testování jejich vlivu na klíčení byla například využita semena *Zea mays*. Do půdy byly dávkovány ropné látky v rozmezí 0 – 10,6% na hmotnost půdy. Klíčivost i výtěžek byl drasticky redukován se zvyšujícím se znečištěním. Ve stupni znečištění 4,2% byla průměrná redukce klíčení 50% a výnosu 92%. Se stupněm znečištění se měnilo i složení půdy, obsah organického uhlíku, celkového dusíku, železa, manganu a draslíku se zvýšil, oproti tomu fosfor, $\text{NO}_3 - \text{N}$ a vápník byl redukován (Udo a Fayemi, 1975).

Dalšími látkami ovlivňující klíčení mohou být těžké kovy. Opět závisí na druhu rostliny a koncentracích kovů, zda budou klíčení stimulovat, inhibovat nebo nebudou mít žádný efekt. Například vysoká koncentrace mědi ($160\mu\text{mol}$) jednoznačně redukovala klíčení *Minuartia hirsuta*, *Silene compacta* nebo *Alyssum montanum*. Oproti tomu nízké koncentrace mědi ($8\mu\text{mol}$) stimulovaly klíčení *Minuartia hirsuta* nebo *Silene compacta*. Další pokusy byly dělány s olovem, kde koncentrace 0,01% stimulovala klíčení *Lepidium sativum* a *Sinapsis alba*, ale koncentrace 0,5% klíčení redukovala. Některé druhy jsou tolerantní ke kovům jako

je měď, olovo, zinek, nikl, chróm nebo kobalt, a tak je možné, že semena produkovaná rostlinami v kontaminovaném prostředí mohou dokonce klíčit ve vyšších procentech než semena produkovaná rostlinami v nekontaminovaném prostředí (Baskin a Baskin, 2001).

Pozitivní vliv na klíčivost mohou mít odpadní vody z domácností, jejichž hlavní součástí je kal. V testech, kde byla do vzorků aplikována různá množství odpadní vody z domácností, byl zaznamenán jednoznačný rozdíl v rychlosti klíčení, podobný efekt byl po přidání kalu u růstu semenáčků s tím, že se vzrůstající koncentrací kalů vzrůstala efektivita klíčení, celkový obsah chlorofylu a rychlost růstu semenáčků (Dash, 2012).

3.5. Vlivy změny klimatu

Vzhledem k probíhající klimatické změně by mohly nastat změny v rozmístění rostlin a to nejen vzhledem k jejich nárokům na teplotu či vlhkost během růstu, ale i vzhledem k nárokům na podmínky během dormance a klíčení. Dopady změn klimatu na obnovu ze semen jsou pravděpodobně komplexní a dalekosáhlé, a některé vlivy přesahují rámec toho, čemu lze porozumět (Fenner a Thompson, 2005). Změny v klimatických podmínkách mohou ovlivnit cyklus dormancí a tak následně celkovou rostlinou fenologii. Mezi léty 1971 a 2000 byl v Evropě pozorován průměrný předstih v období jara a léta 2,5 dne za dekádu (Campoy et al., 2011). Dnes začíná pylové období v průměru o 10 dní dříve a je delší než tomu bylo před 50 lety. Tento trend bude pokračovat, protože teplota bude pravděpodobně v následujících dekádách vzrůstat. Je fakt, že klimatická změna už ovlivnila časování nejen jarních fází mnoha rostlinných druhů (Campoy et al., 2011). Provedený test ukázal, jak jsou vybrané druhy schopny se přizpůsobit. Testy byl prováděn s alpskou populací *Ranunculus acris* a arktickou populací *Saxifraga oppositifolia* a ani jedna z nich nebyla schopna zvýšit svou populační hustotu v odpovědi na simulovanou klimatickou změnu. Přežití a růst u *Ranunculus acris* a produkce semen u *Saxifraga oppositifolia* byly negativně ovlivněny kompeticí druhů s lepší schopností akceptovat prohlubující se klimatickou změnu (Fenner a Thompson, 2005).

Svůj vliv mohou mít nejen vysoké teploty během léta, ale i vysoké teploty během zimy. Symptomy nedostatečného chladného plnění během dormance u ovocných druhů mírného pásu se projevují jako zpožděné pučení, redukce pučení a nerovnoměrné pučení a kvetení (Campoy et al., 2011). Dormance semen mnoha temperátních druhů je prolomena mrazivými teplotami a jeden z možných vlivů je, že některá semena zažijí zimní teploty tak

vysoké, že neprolomí dormanci, ačkoliv se to prozatím zdá nepravděpodobné (Fenner a Thompson, 2005).

Klimatická změna není změnou jen teplot ale i množstvím srážek. Vliv změn srážek je těžké predikovat jednak proto, že odhadované schéma budoucích dešťů je nejisté a částečně proto, že vliv na rostliny může záviset na množství srážek a také na jejich načasování. Například klíčení rodu *Quercus* v jihozápadní části USA je silně závislé na načasování a množství letních srážek. V pokusech s *Quercus emoryi* byla voda dostupná pouze dva týdny po zasetí místo obvyklých čtyřech a vznik semenáčků byl redukován o 80%. Letní srážky jsou extrémně variabilní a klimatická změna pravděpodobně variabilitu ještě navýší (Fenner a Thompson, 2005).

Máme k dispozici modely a scénáře pravděpodobného vývoje klimatu např. model klimatu ENSEMBLES zpracovaný pro celý svět GEFS nebo model pouze pro Severní Ameriku NAEFS (Int 11), avšak klimatická změna je velmi rozsáhlý a komplikovaný děj, a tak konkrétní dopady na biosféru nám nejsou zatím zcela jasné. Je proto důležitý monitorovat stav, migraci i konkurenci schopnost populací, abychom mohli případně zmírnit vytlačení některých druhů a ochuzení naší biodiverzity.

4. Faktory určující klíčení rostlin

4.1. Dormance semen

Často u semen nastává dormance, což je mechanismus, který rostliny využívají k ochraně citlivých tkání během nepříznivých klimatických podmínek a schopnost semen tyto podmínky přežít. K dormanci mohou vést různé důvody například krátká doba slunečního svitu nebo pokles teplot (Campoy et al, 2011). Primární (vrozená) dormance může být důležitý mechanismus ovlivňující načasování klíčení, protože může zvýšit pravděpodobnost, aby se doba klíčení shodovala s vhodnými podmínkami okolí pro přežití semenáčků. Charakteristiky dormance druhu jsou často považovány za adaptace na konkrétní stanoviště, kde se druh vyskytuje (Schütz, 2000). Semena mohou procházet i sekundární (vynucenou) dormancí. Vzniká u semen ležících v půdě, která již prošla primární dormancí nebo ji ani nemají, jako reakce na nepříznivé podmínky. Tohoto mechanismu může být například využito v letním období pro zamezení klíčení v reakci na vysoké nebo vzrůstající teploty (Schütz, 2000).

Semena mohou klíčit i bez dormance a samotnou dormanci můžeme rozdělit do šesti podtypů. Na základě různých typů dormance si lze položit otázku, jaký mají vliv jednotlivé typy dormance na typ klíčení a zda druhy se stejným typem dormance budou mít i stejný typ klíčivosti.

Semena bez dormance

Semena bez dormance jsou ta, která klíčí hned po uzrání, v mírném pásu toto není tak časté jako v tropech. Čeledě se semeny bez dormance jsou soustředěny v řádech v horním úseku fylogenetického stromu. Druhy bez dormance chybí v podtřídě *Ranunculidae* a vzácně v *Magnoliidae* a *Arecidae*. Také základní řády *Lilidae* mají čeledě se semeny bez dormance. V podtřídách *Rosidae* a *Asteridea* semena bez dormance byla nalezena pouze také v základních třídách. Mnoho řádů mají jak tropické/subtropické tak temperátní/arktické čeledě se semeny bez dormance např. *Gentianales*, *Caryophyllales* nebo *Scrophulariales*. Ale je zde několik řádů, speciálně ve vyšších úsecích *Rosidae*, kde všechny čeledě mají semena bez dormance a nachází se pouze v tropickém/subtropickém typu vegetace. Oproti tomu některé řády jako je *Dipsacales* nebo *Saxifragales* mají čeledě se semeny bez dormance pouze v temperátním/ arktickém typu vegetace (Baskin a Baskin, 2001). Z konkrétních druhů

klíčících bez dormance jsou to např. *Brassica napus* (brukev řepka olejka), *Sinapis alba* (hořčice bílá) nebo *Betula vulgaris* (bříza bělokorá) - (Int 10).

Fyziologická dormance

Tato dormance je způsobena fyziologickými inhibičními mechanismy embrya, které chrání před vznikem kořene. Mnoho semen s touto dormancí nepropouští vodu. Je nejdůležitější ze všech typů, zejména u nejsušších typů vegetace v tropické/ subtropické i v temperátní/arktické zóně. Projevuje se více u bylin než u dřevin (Baskin a Baskin, 2001). Pozice fyziologické dormance ve fylogenetickém stromě je velmi podobná jako pozice nedormujících druhů, tedy v horním úseku fylogenetického stromu. Většina řádů, které mají čeledi s nedormujícími semeny mají také čeledi s fyziologickou dormancí, ale je zde i několik odchylek. Skupiny s fyziologickou dormancí v tropickém/subtropickém typu vegetace a v temperátnímu/arktickému nebo pouze k temperátnímu/arktickému typu vegetace patří do *Asteridae*, *Caryophyllidae*, *Dilleniidae*, *Rosidae*, *Hamamelididae*, *Liliidae*, *Magnoliidae* nebo *Ranunculidae*. U žádného z řádů z podčeledi *Aracidae* nejsou hlášena jako semena s fyziologickou dormancí (Baskin a Baskin, 2001). Z konkrétních druhů vyskytujících se na našem území má fyziologickou dormanci *Arabidopsis thaliana* (huseníček rolní), *Helianthus annuus* (slunečnice roční), *Avena fatua* (oves hluchý), *Acer platanoides* (javor mléč), *Acer pseudoplatanus* (javor klen), *Rosa spp.* (růže) *Viola spp.* (violka), *Aesculus hippocastanum* (jírovec maďal), *Sinapis arvensis* (hořčice polní), *Syringa spp.* (šeřík), *Erica spp.* (vřes), *Impatiens parviflora* (netýkavka malokvětá), *Chenopodium album* (merlík bílý), *Dianthus spp.* (hvozdík) *Silene spp.* (silenka), *Drosera angelica* (rosnatka anglická), *Hordeum vulgare* (ječmen setý), *Iris spp.* (kosatec), *Nymphaea alba* (leknín bílý), *Pinus spp.* (borovice) *Picea spp.* (smrk), avšak semena smrku a borovice mohou klíčit i bez dormance (Int 10), dále *Fagus sylvatica* (buk lesní), ohrožená *Empetrum hermaphroditum* (šicha oboupohlavná) a *Gentianella quinquefolia* (hořeček pětistý), který se vyskytuje v Severní Americe, ale zástupci rodu *Gentianella* rostou i v ČR (Baskin a Baskin, 2004). Fyziologickou dormanci mají i druhy rodu *Carex* (ostřice) a čeledi *Asteraceae* a *Poaceae* (Schütz, 2000).

Morfologická dormance

Morfologickou dormanci nacházíme u stromů, keřů, lián, a bylin v mírném listnatém stálezeleném lese, u keřů, rév a bylin v opadavém lese a u bylin, stepních, křovištních, boreálních a u vegetace tundry. Vyskytuje se u semen se základním nebo lineárním embryem. V čase šíření semen některých druhů mají embrya, ve kterém kořen a dělohy mohou být

rozlišeny, tj. embryo je rozlišeno, ale není plně vyvinuto. Klíčivosti je zabráněno v době zrání díky morfologickým znakům embrya (Baskin a Baskin, 2001). Morfologická dormance není příliš významná, maximum je okolo 4% v mírném listnatém stálezeleném lese, ale může se objevit i v opadavém lese mírného pásu, nejčastější je tedy v místech s vysokými srážkami a teplotou. Jak tropické/subtropické tak temperátní/arktické čeledi s morfologickou dormancí patří k řádům základních podtříd *Lilidae*, *Magnolidae*, *Ranunculidae* a *Rosidae* (Baskin a Baskin, 2001), z čeledí je to zejména *Apiaceae* nebo také rod *Campanula* (zvonek) - (Int 10).

Morfofyziologická dormance

Druhy s morfofyziologickou dormancí se vyskytují spíše v tropickém/subtropickém regionu. Morfofyziologická dormance se vyskytuje u semen se základním nebo lineárním embryem. Jak název napovídá, jedná se o kombinaci morfologické a fyziologické dormance, to v praxi znamená, že nevyvinutá semena mají fyziologickou dormanci. Dvě základní věci se musí stát, než semeno začne klíčit: 1) embryo musí vyrůst do kritické velikosti speciální pro druh a 2) fyziologická dormance embrya musí být přerušena. Přerušování dormance závisí na druhu. Byla zjištěna u čeledí *Araceae*, *Fumariaceae*, *Papaveraceae* a *Liliaceae* (Baskin a Baskin, 2001). Z konkrétních druhů rostoucích na našem území to je *Fraxinus excelsior* (jasan ztepilý), *Anemone coronaria* (sasanka věncová) není druhem rostoucím v ČR, ale rod *Anemone* se u nás vyskytuje v hojném počtu, *Delphinium tricornis* také není naším druhem, ale rod *Delphinium* (ostrožka) na našem území roste, a také rod *Trollius* (úpolín), *Allium* (česnek), *Ginkgo biloba* (jinan dvoulaločný), *Taxus baccata* (tis červený) mají morfofyziologickou dormanci (Int 10).

Fyzická dormance

Fyzická dormance se nejvíce projevuje u stepních keřů a křovin, v mírném pásu její podíl klesá zejména u dřevin. Tyto čeledě mají palisádovou vrstvu buněk v semenných obalech. V tomto typu dormance je hlavním důvodem nedostatečného klíčení nepropustnost semenných obalů pro vodu a to je spojeno právě s přítomností jedné nebo více palisádových buněk v semenných obalech. Fyzická dormance je přítomna minimálně u 15 čeledí angiospermu (Baskin a Baskin, 2001). Z čeledí, které se vyskytují na našem území, jsou to *Geraniaceae*, *Malvaceae*, *Fabaceae*, *Cistaceae*, *Convolvulaceae*, *Sapindaceae*, nebo *Tiliaceae* (Baskin et al., 2000; Baskin a Baskin, 2001). S výjimkou řádu *Nelumbonales* v *Magnoliidae* všechny řády obsahují semena s fyzickou dormancí a jsou ve vysokých pozicích ve fylogenetickém stromě. Členové *Cistaceae* a *Geraniaceae*

v temperátním/arktickém typu vegetace mají fyzickou dormanci. Mimo *Cistaceae* a *Geraniaceae* a tropech *Bombacaceae* mají ostatní čeledi fyzickou dormanci a patří k řádům buď *Asteridae*, *Dilleniidae* nebo *Rosidae* a to v temperátním/arktickém typu vegetace (Baskin a Baskin, 2001). Z konkrétních rodů vyskytujících se na území ČR to je *Trigonella* (pískavice), *Melilotus* (komonice), *Medicago sativa* (tolice vojtěška) *Malva rotundifolia* (sléz okrouhlolistý), *Geranium robertianum* (kakost smrdutý) - (Int 10).

Kombinace fyzické a fyziologické dormance

U kombinace fyzické a fyziologické dormance klíčení může nastat až po prolomení obou typů. Tato kombinace není nikdy tak významná (maximum je okolo 4% v křovištní vegetaci) a je více běžná v temperátní/arktické zóně než v tropické/subtropické a to hlavně u keřů a stromů (Baskin a Baskin, 2001). Patří sem rod *Cornus* (svída), *Geranium* spp., (kakost), *Trifolium* spp. (jetel), *Tilia* spp. (lípa) - (Int 10).

Chemická dormance

Chemická dormance je přerušena odstraněním perikarpu. Proces zahrnuje i látky, které jsou produkovány nebo přemísťovány do semene a mohou blokovat růst embrya. (Baskin a Baskin, 2001). Nicméně chemická dormance je jen zřídka pozorována samostatně, je ale zjištěno, že je v kombinaci s jinými typy dormance. Například většina semen, ze kterých byly izolovány inhibitory klíčení, také vykazují fyziologickou dormanci. V mnoha studiích byl zkoumán vliv inhibitorů na semena s fyziologickou dormancí a tato dormance byla zmírněna (Int 9).

4.2. Velikost semen a její vliv na klíčení

Fosilní záznamy nám napovídají, že starší rostliny měli relativně malá semena oproti dnešní velikosti semen. Semena produkováná nynějšími rostlinami vykazují také větší rozmanitost v morfologické formě a odrážejí tak ekologické a environmentální adaptace jako i fylogenetickou historii. Velikost semen je ve vztahu k životní strategii rostlin, k růstové formě a způsobu šíření semen (Sims, 2012). Velikost semen má důležitý evoluční a ekologický význam vně i mezi druhy (Gao - lin et al., 2011).

Velikost semen jako taková je důležitá pro kondici rostlin. Rozdíly ve velikosti semen mezi druhy se vztahují k rozdílnému růstu a produkci semen, tedy počet semen, který může

být vyprodukovaný za daného množství energie (Ackerly et al., 2007; Gao- lin et al., 2011). Velikost semen může být považována za klíčový faktor, který ovlivňuje dynamiku mezidruhových interakcí a mechanismy koexistence v rostlinném společenství, protože ovlivňuje šíření semen, klíčivost i přežití semenáčků, které jsou silně ovlivňovány množstvím rostlin ve společenstvu (Gao – lin et al, 2011). Velikost semen má vliv i na jejich šíření. Druhy, jejichž semena jsou rozšiřována větrem, mají semena menší, než druhy, jejichž semena jsou rozšiřována pomocí živočichů (Fenner a Thompson, 2005; Ackerly et al., 2007). Některé druhy vytváří dva typy semen nebo i více, které mají rozdílnou velikost a schopnost klíčivosti. U těchto tzv. dimorfických druhů, velká semena (hůře šířená) klíčí obvykle snadněji než menší. Produkci polymorfických semen (rozdílná velikost, tvar, barva, klíčivost nebo schopnost šíření) vzrůstá šance reprodukce v nepredikovatelných podmínkách (Fenner a Thompson, 2005).

Velikost semen na zeměkouli není uniformní. Projevuje se zde negativní vztah mezi hmotností semen a zeměpisnou šířkou (Ackerly et al., 2007; Sims, 2012), tento vztah je extrémně slabý pro byliny a keře, ale silný pro stromy (Ackerly et al., 2007). Variace ve velikosti semen mohou klidně nastat i uvnitř populace, individuálních druhů, květenství a dokonce i uvnitř individuálních plodů. Hmotnost semen často kolísá na stejné lokalitě v různých časech sezóny a mezi roky. Sucho během vývoje obvykle sníží váhu semen, stejně jako stín a kompetice mezi sousedy. Ve všech případech, hmotnost semen je v podstatě limitována dostupností zdrojů individuálním semenům během vývoje. Proto například defoliace plodové větve má za následek malá semena. Velikost celé rostliny (míra dostupnosti zdrojů) ovlivní také velikost semen. Dokonce, i když jsou semena dobře zásobena, některá jsou větší než ostatní díky pozici na mateřské rostlině (Fenner a Thompson, 2005).

U mnoha bylinných druhů již byly provedeny studie, jak se vztahuje velikost semen ke klíčivosti. Všeobecně lze říci, že platí negativní vztah mezi velikostí semen a rychlostí klíčení, negativní vztah byl nalezen i mezi velikostí semen a vyklíčenými procenty (Gao – lin et al., 2011). Například ve dvou porovnávacích studiích zahrnujících 34 evropských druhů ostřic, byla pozorována jasná tendence k nižším procentům klíčivosti u druhů s těžšími semeny, a toto bylo dokázáno i v jiných studiích. Ve studiích Schütz a Rave (1999) bylo klíčení druhu *Carex* jednoznačně nižší u semen větších, těžších v porovnání se semeny s nižší semennou hmotností. S tím souvisí i pozorované rozdíly v dormanci, u nichž se zdá, že souvisí s tloušťkou a tvrdostí semenných obalů (Schütz, 2000). Studiemi bylo také zjištěno, že druhy s malými semeny mají více často větší požadavky na světlo než druhy s velkými semeny.

Pravděpodobně je to obrana před klíčením v hloubce, odkud by malé semenáčky nemohli dosáhnout k povrchu (Schütz, 2000). Menší semena mohou být sice snáze rozšiřována, ale větší mohou mít kompetiční výhodu, která může trvat až do dospělosti. Jelikož rostliny manipulují s absolutní minerální výživovou rezervou, přístupnou různým velikostem semen. Velká semena obsahují značné výživové rezervy a ty tvoří velkou část výživového kapitálu semenáček po 12 týdnu růstu. Druhy s malými semeny jsou mnohem více odkázané na čerpání živin z půdy. Ale všeobecný vztah mezi velikostí semen a deficitem minerální výživy se zdá dle Fennera a Thompsona nepravděpodobný, vzhledem k rozšířenému výskytu druhů s velmi malými semeny (např. *Ericaceae*, *Orchideaceae*) na vysoce výživově chudých půdách (Fenner a Thompson, 2005). Avšak Adler et al. (2013) ve svém článku o koexistenčních mechanismech publikoval, že ve společenstvu jsou silné vztahy mezi velikostí semen a místní dostupností zdrojů. Druhy s velkými semeny obvykle obsazují místa s nižší dostupností zdrojů a druhy s menšími semeny obsazují místa s vyšší dostupností zdrojů. (Adler et al., 2013).

Studie ukázali, že jelikož růst druhů s velkými semeny je většinou závislý na rezervách semene, není jejich vývoj příliš ovlivněn na stinných stanovištích. Druhy s velkými semeny dokončí tvorbu všech listů najednou a brzy na jaře, kdežto druhy s malými semeny tvoří listy průběžně během celého období a trvá jim mnohem déle, než vytvoří první list, růst je zde více závislý na fotosyntéze, a tak jsou i více redukovány stínem. I životaschopnost listů je lepší u druhů s velkými semeny, což dovoluje semenáčkům využít výhodu světelné periody jak před tak po zápojovém uzavření porostu. Data studií ukazují univerzální negativní vztah mezi potencionální relativní rychlostí růstu a hmotností semen, během celé růstové sezóny. Druhy s malými semeny získají podobnou hmotnost velkých semen, ale pouze na plném slunci (Fenner a Thompson, 2005).

4.3. Šíření semen

Semena rostlin mohou být šířena krajinou několika rozdílnými způsoby a mohou k tomu být specificky adaptována. Disperse semen poskytuje rostlinám mnoho výhod. Je to únik před predátory a patogeny napadající mateřskou rostlinu, rozloží se riziko setkání se semen v jednom prostoru, je to prevence nebo redukce kompetice mezi mateřskou rostlinou a potomky, dochází k vyhledávání „bezpečných míst“, kde semena mohou úspěšně klíčit.

Takováto bezpečná místa jsou druhově specifická. Druhy, pro které jsou tato bezpečná místa vzácná, by měly mít efektivnější šíření semen než druhy, jež mají bezpečná místa hojně rozmístěna v krajině (Fenner a Thompson, 2005).

Některá semena jsou transportována za těmito účely pomocí větru a jsou navržena pro vznášení, plachtění nebo víření ve vzduchu. Rostliny rostoucí blízko vody mohou pro transport semen využívat tekoucí vodu. Některá semena jsou navržena k pozdější explozi a záměrem je dostat semena, co nejdále od mateřské rostliny. Mnoho rostlin také využívá živočichů k přemísťování semen a to tak, že se zachytí na srsti či peří nebo se stanou součástí potravy. Specifickým způsobem šíření je pak myrmekochorie. Cílem všech způsobů disperze je rozptýlit semena do okolí mateřské rostliny pokud možno co nejdále. Důvodem je nejen šíření druhu, ale výše zmiňované výhody jako únik před predátory nebo omezení kompetice mezi rodičem a potomkem. Ve všech případech by tedy šíření semen dále od mateřské rostliny mělo zvýšit jejich přežití a následně i přežití semenáčků (Fenner a Thompson, 2005).

Disperzi tedy můžeme rozdělit to šesti podtypů popsaných níže. Mojí otázkou je, zda různé způsoby šíření a k nim příslušné adaptace by mohly dále ovlivňovat samotné klíčení a to i tak, že semena šířená stejnou cestou, by mohla následně klíčit ve stejných podmínkách.

4.3.1. Anemochorie

Anemochorie je šíření semen za pomoci vzdušných proudů. Semena mají obvykle rozptýlenou konstrukci, která pravděpodobně zlepšuje jejich šíření. Některé morfologické adaptace dodávají semenům pohyb přímo, ale ve velké většině případů pouze zpomalí rychlost pádu (Fenner a Thompson, 2005). Některá semena nemusí mít ani morfologické adaptace a přesto se úspěšně šíří větrem. Tyto rostliny obvykle využívají své výšky a plody se semeny vyčnívají nad okolní vegetaci. Vítr rozkýve lodyhu a semena vypadávají na zem, v případě přítomnosti některého z létacího zařízení cestují dále od mateřské rostliny (Harčariková a Dvořák, 2012). Běžnými nástroji pro lepší využití síly větru jsou chmýry, blanité lemy a křídla, nejčastěji v podobně křídlatých nažek. Svou roli zde hraje i velikost semen, jelikož pro druhy s velkými semeny jsou běžné spíše okřídlené nažky, zatímco druhy s menšími semeny využívají spíše chmýry (Fenner a Thompson, 2005). Avšak všeobecně lze říci, že šíření větrem využívají druhy s menšími semeny, zatímco druhy se semeny většími jsou obvykle šířena pomocí živočichů (Fenner a Thompson, 2005; Ackerly et al., 2007). Velmi malá a lehká semena např. *Orchideaceae* (vstavačovité), *Orobanchaceae* (zárazovité) a další jsou v podstatě jen embrya bez zásobních pletiv a jsou obaleny jen síťovým závojem

vzdušných buněk, které napomáhají rozptylu (Harčariková a Dvořák, 2012). Svůj vliv má i samotná vegetace. Vzrůst vegetačního objemu může někdy způsobit malý vzrůst ve vzdálenosti rozšíření semen a to proto, že se vzrůstem vegetace vzroste turbulence a několik semen může doletět dále než obvykle. Studie ukázaly, že šíření na dlouhé vzdálenosti je kriticky závislé na počátečním povznesení semen tzv. uplifting. Například u luk a trávníku je uplifting generovaný termikou, a proto závisí na slunečním záření a teple, zatímco u lesních systémů nastává uplifting smykem vyvolaným víry nad lesním zápojem. Pro stromy je tedy důležitý uplifting nad zápojem, pro byliny je důležitější spíše uplifting vyvolaný termikou (Fenner a Thompson, 2005).

Když bylo šíření semen větrem podrobeno přímým měřením na louce, ukázalo se, že většina semen, včetně těch se zjevnými adaptace na tuto disperzi, jsou rozptylována na velmi krátkou vzdálenost. Pokud šíření kombinuje jak dlouhé tak krátké vzdálenosti, jsou dlouhé vzdálenosti určující pro expanzi rostlinné populace, dokonce i když šíření na dlouhou vzdálenost je vzácné. Šíření semen na dlouhou vzdálenost může záviset na extrémních klimatických událostech, a proto nastává vzácně. Potencionální komplikací je, že ze semen jedné rostliny právě ty nejlehčí mohou cestovat dále, ale mají pravděpodobně nižší životnosti a produkují slabší semenáčky (Fenner a Thompson, 2005).

Způsob šíření větrem je velmi častý hlavně v pouštích, polopouštích, vysokohorských a arktických oblastech, kde se až 60% rostlin šíří tímto způsobem. Naopak anemochorie je málo využívaná rostlinami v lesních biotopech (Harčariková a Dvořák, 2012). Z čeledí rostoucích na území České republiky má anemochorii například *Asteraceae* (Hvězdicovité), *Fabaceae* (Bobovité), *Pinaceae* (borovicovité) *Aceraceae* (javorovité), *Orchideaceae* (vstavačovité), *Ortobanchaceae* (zárazovité) z rodů dále *Fraxinus* (jasan), *Ulmus* (jilm), *Typha* (orobínek), *Salix* (vrba), *Papaver* (mák), *Aconitum* (oměj), *Delphinium* (stračka), *Hedysarum hedysaroides* (kopyštník tmavý), *Hypericum elegans* (třezalka ozdobná) nebo *Populus* (topol) – (Harčariková a Dvořák, 2012; Int 8)

4.3.2. Hydrochorie

Při hydrochorii jsou semena roznášena vodou, je to však poměrně vzácný způsob šíření, ale může být pozoruhodně efektivní. I proto je šíření vodou často obviňováno pro velmi rapidní šíření některých invazivních druhů (Fenner a Thompson, 2005). Danvind a Nilsson (1997) pustili semena analogově ve Švédských řekách a většina semen byla objevena ve vzdálenosti 20km po proudu (Danvind a Nilsson, 1997). Mnoho druhů má semena

s rozpoznatelnými adaptacemi, která zajišťují odolnost proti vlhkosti. Semena mohou mít voskový povrch, korkovitě zesílené stěny nebo výrůstky, ve kterých se drží vzduch a nadnáší semeno (Harčariková a Dvořák, 2012). Některá semena se úspěšně šíří i bez zřejmých morfologických adaptací (Fenner a Thompson, 2005), dokonce i semena, které využívají jiný způsob šíření a náhodně spočinou na vodní hladině, se hned neutopí a neztrácí ani svou klíčivost (Harčariková a Dvořák, 2012).

Voda může být efektivním šířitelem druhů, které jsou špatně rozšiřovány jinými způsoby, jako jsou například druhy z mokřých luk. U mnohých společenstev se zdá, že adaptace na hydrochorii je synchronizací plodů s předvídatelnými každoročními záplavami. Studie napovídají, že šíření semen vodou může hrát důležitou roli ve strukturování rostlinných společenstev. Jakékoli vodní nebo pobřežní druhy jsou do určité míry pravděpodobně šířeny vodou (Fenner a Thompson, 2005).

Byly dělané pokusy, jak dlouho jsou semena schopná se udržet na hladině. Druh *Ranunculus flammula* (pryskyřník plamének) vydrží na hladině 5 dní, semena *Nuphar lutea* (stulík žlutý) vydrží 10 dní, *Iris pseudacorus* (kosatec žlutý) se udrží až 12 měsíců a některé druhy *Carex* (ostřice) až 15 měsíců (Harčariková a Dvořák, 2012). Z dalších druhů, které se šíří prostřednictvím vody, můžeme jmenovat *Caltha palustris* (blatouch bahenní), *Sagittaria sagittifolia* (šípatka střelolistá) nebo *Nymphoides peltata* (plavín štítnatý) – (Fér, 2013), dále *Saxifraga aizoides* (lomikámen vždyzelený) a *Geum rivale* (kuklík potoční) – (Danvind a Nilson, 1997).

4.3.3. Zoochorie

Zoochorie je rozšiřování semen pomocí živočichů a má několik podob. Endozoochorie je rozšiřování semen, která se stala součástí potravy a prošla zažívacím traktem živočicha, oproti tomu epizoochorie je způsob šíření, kdy se semena zachytávají na srsti nebo peří živočichů, (Harčariková a Dvořák, 2012). Mimo tyto dva podtypy šíření stojí disperze velkých semen mnoha stromů, které jsou hromaděny ptáky a hlodavci. Úspěšné šíření pak závisí na paměti živočicha, kde jsou semena ukryta. Takovéto šíření může být pozoruhodně efektivní a zdá se být výhodnější než šíření větrem u relativně velkých semen stromů (Fenner a Thompson, 2005). Semena už spadlá na zem mohou být přenášena brouky a ukládána v půdě. Bylo zjištěno, že semena pohřbená brouky usnadní klíčení a redukuje predaci semen (Koike et al., 2012). Všeobecně velkou většinu semen rozšíří ptáci a savci, výjimečně mohou

přispívat k šíření i některé ryby a plazy. V některých případech může toto šíření vyžadovat adaptace rostlin, které nemusí být patrné na první pohled (Fenner a Thompson, 2005).

4.3.3.1. Endozoochorie

Endozoochorie má pravděpodobně velký význam v travních porostech po celém světě. Ale nemáme moc kvantitativních informací o vzdálenosti transportovaných semen, o rozsahu výhod nebo dokonce o schopnosti semen přežít ve střevech živočichů (Bruum a Poschlod, 2006). Je známo, že za tento typ šíření nabízí rostliny obratlovcům odměny ve formě výživné vlákniny bohaté na cukr, proteiny nebo tuk. Jelikož savci mají zachovalý čich a častou jsou noční, semena šířená savci jsou často zabalena v plodech, která jsou aromatická, ale mdlé barvy. Plody šířené ptáky naopak nevoní, ale jsou pestře zbarvená, obvykle červená, černá, modrá anebo často v kombinaci těchto barev (Fenner a Thompson, 2005). Ve všech případech endozoochorie se semena dostanou do trávicího traktu živočicha, kde dojde ke strávení dužnatého oplodí a semeno vyjde z těla neporušené. Některé plody navíc urychlují trávení, aby nedošlo k poškození semen (Harčariková a Dvořák, 2012). Samotné šíření může být druhově specifické. Například někteří ptáci mohou zvýhodňovat plody obsahující malá semena, zatímco další řada ptáků může selektivně šířit plody s velkými, viditelnými semeny. Specializace má však i své nevýhody, potenciální nebezpečí přináší například specializace rostlin na velké druhy ptáků, protože velké druhy mají obvykle nižší populační hustotu a mohou být více náchylní k lokální extinkci (Fenner a Thompson, 2005).

Tento způsob šíření semen může mít neočekávané výhody, například semena *Cornus controversa*, která dopadla přímo na zemský povrch, měla vysokou úroveň predace hlodavci, kteří, jak se zdá, využívají čerství mezokarp k nalezení semen. Odstranění mezokarpu, což nastává ve střevech ptáků, značně redukuje predaci hlodavci, nezávisle na dalších efektech šíření (Fenner a Thompson, 2005). Navíc při tomto způsobu disperze mají rostliny větší jistotu, že se semena dostanou na vhodné stanoviště, protože ptáci i savci vyhledávají během života pořád obdobné lokality, takže je velká pravděpodobnost, že se semena dostanou na podobné stanoviště, jako byla mateřská rostlina (Harčariková a Dvořák, 2012). Šíření pomocí endozoochorie není pro rostliny bez rizika. Savci obvykle konzumují větší rozsah velikostí semen než ptáci, avšak savci rozšíří semena do kratší vzdálenosti. Krom toho, vyšší hustota semen ve výkalech savců, v porovnání s ptáky, může podporovat růst bakterií a patogenů, přilákat predátory semen nebo zvýšit kompetici po vyklíčení (Koike et al., 2012).

Z druhů, kteří tento způsob využívají, to jsou hlavně rostliny, jejichž plodem je peckovice, malvice nebo bobule. Je to například *Morus* (moruše), *Rubus* (ostružiník), *Viscum album* (jmelí bílé), *Sambus nigra* (bez černý), *Genista sagittalis* (kručina křídlatá), *Silene viscosa* (silenka lepkavá), *Ribes petraeum* (rybíz skalní), *Vitis sylvestris* (réva vinná lesní) – (Int 8)

4.3.3.2. Epizoochorie

Semena využívající epizoochorii jsou pro tento způsob šíření morfologicky adaptována, na svém povrchu mají ostny, háčky nebo lepkavou hmotu, aby se přichytily na srsti nebo peří (Fenner a Thompson, 2005; Harčariková a Dvořák, 2012). Další možností je šíření prostřednictvím bláta, které se živočichům nebo lidem přilepí na končetiny (Harčariková a Dvořák, 2012). Epizoochorie je běžná u nízkých druhů rostlin a je častější u jednoletých rostlin disturbovaných stanovišť (Fenner a Thompson, 2005). Rostliny šířící se tímto způsobem se často vysemeňují pozdě a není výjimkou, že se dostávají do půdy až s rozkladem celých rostlin (Harčariková a Dvořák, 2012).

Intenzita roznášení semen je různá, a to v závislosti na velikosti přenašeče nebo pevnosti ulpění (Harčariková a Dvořák, 2005), avšak nejefektivnějšími šířiteli jsou savci, přenesou semena do vzdálenosti 100 – 1000 metrů (Fenner a Thompson, 2005). Tento způsob šíření semen je atraktivní možností, jelikož není třeba žádné odměny pro šířitele. Na druhou stranu rostliny s takovými semeny nevlastní žádný mechanismus lákání šířitele, takže ulpění na živočichovi je do jisté míry nahodilé. Epizoochorie pracuje asi nejlépe, pokud živočich neví o semenech, která nese. Ptáci a savci jsou často podrážděni přilnavostí semen a rychle se jich zbavují, pokud je objeví. Přesto tato přilnavá semena mají potenciál transportu semen větší než většina dalších mechanismů. Přenos endozoochorií je limitován střevním retenčním časem šířitele, který může být velmi krátký. Přilnavá semena, která zůstanou nedetekována nebo nemohou být odstraněna, mohou zůstat na svém šířiteli, dokud neztratí své semenné obaly nebo neodumřou (Fenner a Thompson, 2005).

Z druhů, které využívají tento způsob šíření, můžu jmenovat například *Arctium lappa* (lopuch větší), *Gallium aparine* (svízel přítula), *Centaurea* (chrpa), *Campanula cervicaria* (zvonek hadincovitý), *Cardamine parviflora* (řeřišnice malokvětá), *Calamagrostis phragmitoides* (třtina nachová) nebo *Pulsatilla patens* (koniklec otevřený) – (Int 8).

4.3.4. Myrmekochorie

Rozšiřování semen mravenci se nazývá myrmekochorie. Je to forma mutualismu, ze kterého rostliny profitují disperzí semen a mravenci jsou odměňováni potravou. Už bylo zaznamenáno přes 80 čeledí využívající tento vztah, speciálně v temperátním opadavém lese v Evropě a v Severní Americe a suchých křovištních společenstev v Austrálii a jižní Africe. V některých případech, jako je například lesní bylinné společenstvo ve východní části USA, mohou mravenci rozšířit většinu přítomných druhů (Fenner a Thompson, 2005). Vzdálenost semen, která jsou transportována, je velmi různá, jelikož i rozdílné druhy mravenců transportují semena v rozdílných vzdálenostech. Gómez a Espadaler označili rozsah přenosu od 0,01 – 77m, s průměrem globální vzdálenosti 0,96m (Gómez a Espadaler, 1998).

Většina druhů, které se spoléhá na transport mravenci, má tzv. eleiozomy neboli masíčko, což je hmota na povrchu semen bohatá na lipidy a proteiny, a slouží jako odměna pro mravence (Fenner a Thompson, 2005). Masíčko má za úkol mravence nalákat a vyvolat v nich potřebu vyzvednutí semena a jeho přenosu směrem k mraveništi, to zajišťuje hlavně kyselina ricinolejová obsažená v masíčku (Fenner a Thompson, 2005; Harčariková a Dvořák, 2012). Navíc semena s rozsáhlejším pokryvem semen masíčkem jsou sbírána přednostně. Rostliny mají i další vlastnosti pro usnadnění tohoto mutualismu. Kvetoucí a plodící fenologie těch druhů může být načasována tak, aby splývala s vrcholem sezónní aktivity hmyzu (Fenner a Thompson, 2005), jelikož v tuto dobu pak mravenci krmí své larvy a energeticky bohaté masíčko okusují (Harčariková a Dvořák, 2012).

Myrmekochorie má několik výhod. Byly zjištěny vyšší koncentrace dusíku a fosforu v mraveništích oproti okolní půdě, to znamená, že semena mají dostatek živin. V pokusu s *Corydalis aurea* bylo zjištěno, že ze semena zasetych mravenci vyrostlo o 90% více semenáčků než ze semen vysetých ručně (Fenner a Thompson, 2005).

Je tedy vcelku logické, že rostliny rostoucí v okolí mravenišť využívají pro šíření semen myrmekochorii. Jsou to například *Viola* (violka), *Luzula* (bika), *Celidonium majus* (vlastovičník větší), *Primula acaulis* (prvosienka bezlodyžná) – (Harčariková a Dvořák, 2012).

4.3.5. Autochorie

Autochorie neboli samošíření je typ disperze, kdy rostlina využívá své vlastní síly (Harčariková a Dvořák, 2012). Všeobecně se však jedná o minoritní způsob šíření a jen výjimečně se stává, že je to nejfrekventovanější způsob ve společenstvu (Fenner a Thompson, 2005).

Samotné provedení se může lišit, někdy rostliny sklánějí semeníky se zralými semeny k zemi, které následně vypadávají, nebo semena vypadávají z klasicky postavených semeníků a rozkutálejí se. Pokud tento mechanismus probíhá ve svažitém terénu, mohou se semena dostat dále, jinak zůstávají jen malý kousek od mateřské rostliny. Aktivní formou autochorie je balistické šíření. Kdy je plod např. šešule *Brassicaceae* rozdělen přepážkou na dvě části a v každé jsou semena. V době zrání se ve chlopních šešule zvyšuje buněčné napětí a na vnější impulz, např. dotyk kolemjdoucího savce nebo kapky vody, jsou semena rozšiřována do okolí jednoho až dvou metrů (Harčariková a Dvořák, 2012). Výhody balistického šíření spočívají v tom, že je nenákladné, jelikož nevyžaduje odměnu pro živočichy jako zoochorie a nevyžaduje ani příliš specializovaných struktur (Fenner a Thompson, 2005).

Z naší flóry tuto možnost využívá například *Geranium* (kakost), *Impatiens* (netýkavka) nebo *Erodium cicutarium* (pumpava obecná) – (Harčariková a Dvořák, 2012).

4.4. Koexistence druhu ve společenstvu a souvislost s podmínkami klíčení

Koexistence druhů je téma, kterému se ekologové věnují už desítek let. Za tu dobu bylo publikováno několik teorií o tom, jak se společenstvo formuje, jak si druhy konkurují nebo spolu koexistují. Níže prezentuji různé teorie, které se koexistence týkají.

Důležitými mechanismy ve formování společenstva je kompetice a koexistence. Svou roli v osídlování stanovišť a tvorbě společenstva bude hrát i kompetičně – kolonizační kompromis (competition – colonization trade – off), kdy dobrý konkurent, ale slabý v šíření, vždy zvítězí v místech, která okupuje, zatímco slabší konkurent, ale lepší v šíření semen, vždy dosáhne nějakého místa, na které se nedostane konkurenčně silnější druh. Mnoho druhů tak může prostřednictvím tohoto mechanismu koexistovat, tak dlouho dokud všechny druhy vykazují požadovaný kompetičně – kolonizační kompromis (Fenner a Thompson, 2005).

Koexistenci druhů ve společenstvu řeší i teorie omezující podobnosti (the theory of limiting similarity), která je formulována tak, že dva druhy s identickou nikou nemohou existovat vedle sebe (Abrams, 1983). Znamená to, že pokud se druh střetává s jiným, jeden druh musí mít alespoň lehce vyšší kompetiční schopnosti a pokud ne jsou v rozdílných nikách (Abrams, 1983; Stubbs a Wilson, 2004). Můžeme říci, že je zde určité maximum podobnosti (např. podobnost ve využívání zdrojů, kterých je malá zásoba) mezi soupeřícími druhy, které ještě budou schopni koexistovat (Abrams, 1983). Optimální zdrojové dělení nastává, pokud se druhy liší v dostatečném poměru jejich požadavků na zdroje a může se tak stabilizovat soužití v prostorově i časově homogenním prostředí (Adler et al., 2007). Koexistující druhy, které preferují podobné podmínky v dospělé fázi, se často zásadně liší ve velikosti semen, persistenci v půdě, šířicímu módu nebo v klíčíci fenologii (Fenner a Thompson, 2005). Stubbs a Wilson (2004) testovali teorii omezující podobnosti v písčitých dunách na Novém Zélandu pro rostliny s podobnými funkčními charakteristikami. Tyto rostliny koexistovali méně často, než se očekávalo. Test také odhalil, že střední odlišnost mezi nejbližšími sousedy ve funkčních místech byla větší, než se očekávala. Jejich výsledky jsou přesvědčivou podporou pro teorii omezující podobnosti (Stubbs a Wilson, 2004). Avšak v rámci prostředí, světelných podmínek, nebo stromových pater, se předpokládá, že povede ke koexistenci druhů, které sdílejí podobný soubor adaptací na prostředí (Paine et al., 2011).

Koexistence několika druhů využívající jeden zdroj může nastat, když je vnitrodruhová hustota ovlivněna jiným faktorem, než je čerpání zdrojů. Na příklad když dva druhy vykazují vyšší míru vnitrodruhové kompetice, než kompetice mezidruhové, tak mohou dobře koexistovat, i když využívají stejný zdroj. Tento výsledek je jednoduchý důsledek faktu, že vnitrodruhová konkurence je často větší než mezidruhová, neboť jedinci téhož druhu mají podobnější vlastnosti než jedinci různých druhů. Navíc vnitrodruhové agregace kombinované s prostorovou lokalizací ve využívání zdrojů, mohou zvýšit vnitrodruhovou konkurenci vzhledem k mezidruhové (Abrams, 1983). Mezidruhová konkurence by mohla být také nižší, pokud by druhy měly zcela rozdílné vlastnosti. Druhy s různými znaky mohou mít rozdílné zdrojové nebo stanovištní nároky a budou soupeřit méně intenzivně než druhy s podobnými znaky (Adler et al., 2013). Každý druh ovlivňuje dostupnost zdrojů způsobem, kterým favorizuje svého konkurenta (Adler et al., 2007). V souladu s kompetiční teorií vzrůstající podobnost v hodnotách funkčních vlastností by měla vést k vzrůstu intenzity interakcí mezi sousedícími jednotlivci, protože tyto jedinci soutěží o více podobných zdrojů

(Stubbs a Wilson, 2004; Kraft a Ackerly, 2010). Kompetice je tedy také více intenzivní mezi úzce příbuznými druhy a to kvůli jejich ekologické podobnosti (Ackerly 2002).

Svou roli v mechanismech koexistence a kompetice budou hrát i přirození nepřátelé zahrnující patogeny, predátory a herbivory. Ty mohou podporovat koexistenci mnoha způsoby. Druhy, které hodně čerpají živiny, jsou často herbivory preferovány kvůli jejich vyšší chutnosti, avšak tyto druhy rychleji nahradí ztracenou listovou hmotu (Adler et al., 2007). Pro potvrzení této teorie byly zkoumány dva druhy, jeden chutný bez obranných vlastností proti herbivorům a druhý s obrannými vlastnostmi, který však trpí sníženou schopností reprodukce. Koexistence takovýchto druhů nemůže nastat, pokud je hustota herbivorů velmi nízká, jelikož by chutnější druh v konkurenci vyhrál. Nemůže nastat ani, když je hustota býložravců příliš vysoká, jelikož by boj vyhrál druh s obrannými vlastnostmi, ale ve střední hustotě mohou herbivoři rostlinou koexistenci zprostředkovat dokonce i v homogenním prostředí. Pokud herbivor pozře několik rostlin na sousto, a jeho výběr píce závisí na průměrné chutnosti rostlin, tak chutné druhy v bezprostředním sousedství defenzivních rostlin mohou pravděpodobně dobře přetrvávat na stanovišti i při vyšším tlaku býložravců. Navíc chutným rostlinám se herbivor pravděpodobně vyhne, pokud bude mezi méně chutnými sousedy. Tento kompromis mezi růstem chutných a obranných a reprodukčních schopností ostatních druhů je často považován za nezbytný pro koexistenci pod tlakem herbivorů, avšak je citlivý na velké fluktuace jejich v hustotě (Ishii a Crawley, 2011). Chase et al., (2002) také tvrdí, že predace podporuje koexistenci konkurujících si druhů, jelikož redukuje intenzitu konkurence a tak předchází konkurenčními vyloučení. Tento model předpokládá, že predace podpoří koexistenci posílením rozdílu mezi druhy spásanými a těmi ostatními skrz selektivní predaci na konkurencně schopné nebo početně dominující druhy nebo vytvořením fluktuací v čase nebo prostoru, který aktivuje mechanismy jako kompetičně – kolonizační kompromis (Chase et al., 2002). Oproti tomu Kuang a Chesson (2009) v článku o koexistenci jednoletých rostlin publikovali, že když konkurující si druhy koexistují, tak přidáním predace, která redukuje konkurenci, se koexistence podkopává. Stabilní koexistence nastane, když vnitrodruhová hustotní závislost je silnější než mezidruhová hustotní závislost (Kuang a Chesson, 2009).

Vliv kompetice nebo herbivorie není podstatný jen pro dospělé rostliny, kompetice a herbivorie jsou nejčastějšími příčinami odumření semenáčků. Co se týče kompetice tak ta přichází od ostatních semenáčků nebo od okolní vegetace. Nově vyklíčené semenáčky jsou ve velké nevýhodě oproti už dospělým rostlinám. Kompetice o světlo, vodu a živiny může být

intenzivní dokonce i v krátkém trávníku nebo řídké vegetaci (Fenner a Thompson, 2005). Většina rostlin během vegetačního období soupeří téměř o vše o prostor, vodu živiny nebo světlo. (Stubbs a Wilson, 2004). Herbivorie je další příčinou mortality semenáčků v mnoha společenstvech. Může být způsobena obratlovci (nejčastěji hlodavci) nebo bezobratlými (obvykle hmyzem nebo měkkýši). Odstranění jen malé část ze semenáče může mít fatální důsledky, obzvláště když je výhonek poškozen v podzemní části (Fenner a Thompson, 2005).

Mojí otázkou je, zda by všichni členové společenstva mohly mít stejné optimální podmínky klíčení nebo naopak rozlišné. V závislosti na tom, zda se ve společenstvu vyskytují druhy spíše s podobnými vlastnostmi nebo naopak druhy rozdílné. Většina teorií se přiklání k tomu, že by se ve společenstvu měly vyskytovat spíše druhy s rozdílnými znaky (např. teorie omezující podobnosti nebo kompetiční teorie), jelikož je to pro rostliny výhodné z hlediska čerpání zdrojů nebo herbivorie. Avšak členové společenstva mohou mít i některé vlastnosti podobné. Například mnoho druhů *Carex* z mokřadů a otevřených míst vykazuje vyšší schopnost odpovídat na fluktuaci teplot než druhy na suchých místech nebo ostřice ze suchých a středně suchých stanovišť vykazují silné tendence pro primární dormanci (Schütz, 2000).

4.5. Vzácnost druhu

Porozumění faktorům odpovídající za vzácnost druhů je rozhodující pro efektivní ochranu (Gabrielová et al., 2013). Druh se může stát vzácným z několika důvodů. Může to být ztrátou stanoviště, fragmentací stanoviště s čímž přicházejí problémy s dostupností opylovačů a dostatečného množství pylu na vznik semen a životaschopnost populace. K vzácnosti druhu mohou přispět slabé konkurenční schopnosti, závislost na specifických mechanismech prolomující dormanci semen (např. oheň), vzrůst frekvence disturbance vedoucí k odumření rostlin před reprodukcí nebo stanovištní podmínky ovlivňující růst a obnovu jako je třeba zastíněný porost. Malá nebo redukováná populace může být do budoucna ohrožena kvůli genetickým důsledkům inbreedingu, genetickým driftem nebo nahromaděním smrtících alel (Brown et al., 2003). Rozdíl mezi vzácným druhem a široce rozšířeným leží i ve faktu, že jedno selhání nebo menší úspěch při zakládání potomků může vést vymření populace na daném stanovišti, kde jiný druh byl úspěšný (Griggs, 1940). V ČR se vzácné druhy vyskytují převážně na sub – alpinských stanovištích (tj. nad 1 300 m. n m.) a v nižších nadmořských

výškách (200 – 400 m. n. m.). V porovnávací studii mezi druhy vzácnými a jejich hojně rozšířenými blízkými příbuznými bylo zjištěno, že vzácné druhy se častěji vyskytují na stanovištích neovlivněných nebo jen málo ovlivněných člověkem (Gabrielová et al., 2013).

Kompetiční schopnosti patří často k rozhodujícímu faktoru, zda se druh stane vzácným či nikoli. Vzácné druhy se nejčastěji vyskytují v nestabilních, pionýrských stanovištích, kde kompetice s jinými druhy je redukována na minimum. Alpínské druhy jsou pravděpodobně nejpočetnější skupinou vzácných rostlin. I zde jsou indikátory, že kompetice je rozhodující faktor v jejich výskytu (Griggs, 1940). Přežití je nejdůležitější v krátkodobém pohledu, ale produkce semen a kolonizace nových míst by měla být důležitá dlouhodobě (Brown et al., 2003). Rozdíly v hustotě a distribuci mohou být druhově specifické. Rozdíly v hustotě rostlin mohou ovlivňovat variace v intenzitě limitačního faktoru spíše než vliv různých mechanismů vedoucích k vzácnosti druhu (Bevill a Louda, 1999).

Mnoho vzácných rostlin má fragmentovaná a narušená stanoviště, a tak pomalu vymírají (Griggs, 1940). Porozumění ekologickým faktorům, které regulují malé populace je kritické pro konzervaci vzácných druhů. Malé populace jsou citlivé na extinkci. Klíčový moment v životním cyklu rostlin je šíření semen, může totiž populaci umožnit redukovat hrozbu extinkce. Díky dormanci a existenci semenné půdní banky mohou semena vyprodukovaná předchozí generací vyrovnávat malé populace (Quilichini a Debussche, 2000).

V porovnávací studii vzácných a běžných druhů bylo zjištěno, že vzácné druhy měly menší semena. Malá velikost semen znamená nižší množství zdrojů pro semenáčky v jejich první růstové fázi. Navíc malá semena jsou více omezena hloubkou uložení v půdě, pokud se dostanou příliš hluboko, buď nevyklíčí anebo se klíček nedostane nad zemský povrch. V této studii bylo také zjištěno, že vzácné rostliny produkovali méně semen na rostlinu než běžné druhy a vykazovali také větší rozkolísanost v produkci semen mezi jednotlivci uvnitř populace. Avšak tyto výsledky nelze zatím akceptovat všeobecně pro všechny vzácné druhy (Brown et al., 2003). Například ve studii Gabrielová et al., (2013) probíhající na území ČR nebyl nalezen žádný významný rozdíl v produkci semen mezi druhy vzácnými a běžnými blízkými příbuznými druhy (Gabrielová et al., 2013). I některé běžné druhy mohou totiž vykazovat některé rysy očekávané spíše u vzácných druhů. Je to například nízká produkce semen, nízká návštěvnost opylovači nebo malé květy (Brown et al., 2003).

Studie probíhající s vzácnými druhy České republiky Gabrielová et al., (2013) porovnávala vzácné a běžné druhy. Bylo zjištěno, že běžné a vzácné druhy se liší v modu šíření. Byl pozorován vyšší poměr epizoochorie a hydrochorie a nižší poměr endozoochorie a antropochorie u vzácných druhů, ale nebyl pozorován rozdíl ve vzdálenostech disperze. Nebyl nalezen ani rozdíl v hmotnosti semen, tvaru semen nebo v indexu dlouhověkosti semenné banky. Při využití Ellenbergových indikačních hodnot bylo zjištěno, že vzácné druhy mají významně vyšší požadavky na světlo, teplo, jsou více bazofilní a mají nižší požadavky na dusík oproti běžně rozšířeným druhům. Při porovnání druhů vzácných a k nim blíže příbuzných běžných druhů se ukázalo, že vzácné druhy jsou menší, kvetou kratší dobu s tím, že začínají kvést později a končí dříve, mají vyšší podíl inbreedingu a vyšší terminal velocity, tj. menší schopnost se šířit větrem. Nebyl ale nalezen rozdíl v životní formě, rozložení listů podél stonku, dobou vytrvání listů na rostlině, anatomii listů nebo klonalitě. Když byly druhy porovnávány v rámci celé ČR, tak bylo patrné, že kriticky ohrožené druhy jsou menší a kompetičně druhořadé. Jednoznačný rozdíl byl ve způsobu opylování. Mezi vzácnými druhy bylo více entogamie a méně anemogamie (Gabrielová et al., 2013).

4.5.1. Vzácné a ohrožené druhy v Krkonoších

Příčin vedoucích k ohrožení druhů a zmenšování jejich populací na území Krkonoš je hned několik. Dlouhodobá imisní zátěž způsobila zmenšení rozlohy některých lesních habitatů a změny v prostorové a druhové diverzitě nelesních habitatů. Acidifikace a eutrofizace vodního i půdního prostředí se projevuje ve všech vegetačních výškových stupních Krkonoš. I přes zlepšující se trend v množství emisí můžeme nadále pozorovat jejich důsledky. Často se zde také projevuje nevhodný nebo nedostatečný způsob péče o ekosystémy, včetně zásahů do hydrologických poměrů, a přestože se nacházíme v národním parku, probíhá zde intenzivní stavební činnost, při čemž dochází k fragmentaci ekosystémů a poklesu jejich ekologické stability. K fragmentaci ekosystémů dochází i rozšiřováním zimních sportovních areálů nebo při nevhodném budování cestní sítě. Projevuje se zde i nepravidelná péče o horské a podhorské louky. Mnohdy probíhá nadměrné kosení současnou a ne vždy vhodnou technologií, zatímco tradiční pastva byla v posledních letech spíše na ústupu (Štursa et al., 2009). Při kosení dochází k neselektivnímu odstranění biomasy a hlavně k jejímu odnosu, tím se odebírají živiny a dochází k postupnému ochuzování stanoviště. Druhovú bohatost tak klesá a začínají převládat druhy nenáročné na živiny. Pastva je částečně selektivní a navíc různé druhy zvířat spásají porost odlišným způsobem. Při pastvě se část živin vrací do půdy a je přístupná po větší část vegetační sezóny (Pourová, 2009). Některé z

celoevropského pohledu unikátní stanoviště a jejich druhy čelí enormnímu antropogennímu tlaku z výše jmenovaných aktivit (Štursa et al., 2009).

Taxony, které jsou velmi vzácné a zároveň ohrožené, se vyskytují na jedné nebo několika málo lokalitách. Avšak i tyto lokality jsou ohrožené v důsledky lidských aktivit nebo i z přirozených příčin (např. přírodní disturbance). Některé populace jsou velmi chudé a navzájem izolované, což také přispívá k jejich úbytku (Štursa et al., 2009). V Krkonoších se projevuje zajímavý fenomén, pojmenovaný jako anemo – orografický systém. Spočívá v tom, že některá údolí působí jako sběrná koryta, které větrné proudnice usměrňují a vedou v podélné ose, v závěru údolí proud vystoupá a na úrovni hřebenů se rychlost proudění zvětšuje, přičemž povrch horského terénu dává vznik turbulencím. Jejich důsledkem je zvýšené ukládání eolitických sedimentů, které proud s sebou unáší. Sedimentuje tu minerální prach nebo semena a plody rostlin. V těchto místech se pak tvoří unikátní centra biodiverzity nazývané ledovcové kary nebo jámy. Navíc se zde hromadí sníh, jenž je při jarním tání zdrojem lavin, které periodicky destruuji les a otvírají terén pro druhově bohatá bylinná společenstva. V Krkonoších je těchto ledovcových karů hned několik např. Sněžné jámy, Obří důl, Kotelní jámy nebo kary Studniční hory (Kovář, 2012).

Na území Krkonoš se předpokládá výskyt přibližně 1 200 druhů cévnatých rostlin. Dle mezinárodní klasifikace IUCN je jen na české straně Krkonoš do kategorie A1 a A2 zařazeno 26 druhů a v různém stupni ohrožení (C1 – C4) se nachází 311 druhů, přičemž kriticky ohrožených je 102 druhů. Česká část Krkonoš má 454 km² a představuje tak 2/3 z celkové plochy pohoří. Svahy na této straně jsou členitější a mírnější než je tomu u polských sousedů, i proto není flóra na obou stranách stejná. Na české straně se od submontánního po alpský stupeň rozkládají rozsáhlé luční porosty, často kontinuální či přerušené úzkými lesními úseky. Na těchto loukách jsou rozšířeny alpské druhy, které jsou na polské straně ještě vzácnější v důsledku absence horských enkláv bez lesa. Mezi nejvíce ohrožené habitaty patří mokřady, květnaté horské louky, květnaté bučiny, rašelinné smrčiny a subalpínská vrchoviště (Štursa et al., 2009).

4.5.2. Endemismus

Endemit je druh, který je vázán pouze na určitou oblast, mimo kterou se nevyskytuje (Gerža, 2009). Každý endemit nemusí být ohrožený. Existují endemické druhy s širokým areálem rozšíření a označují se jako euryendemity např. *Abies alba*, která roste pouze v Evropě. Opačný případem jsou stenoendemity, jejichž areál je velmi malý např. *Sorbus*

sudetica rostoucí pouze na české straně Krkonoš. V České republice se vyskytuje několik desítek taxonů, které se nikde na světě nevyskytují a obohacují tak biodiverzitu nejen ČR ale celé planety (Gerža, 2009). Endemické druhy se dělí i dle doby jejich vzniku. Na našem území se vyskytují pouze neoendemy pocházející ze čtvrtohor, jelikož paleoendemy, pocházející z doby před více než 2,6 miliony let, nepřečkaly nepříznivé klimatické podmínky panující v glaciálech (Suda a Kaplan, 2012). Základním předpokladem pro vznik endemitů je izolovanost populace a dlouhodobě stálé přírodní podmínky umožňující speciální procesy izolovaných populací. Většina endemitů Evropy roste v horách v jižní části kontinentu, tato distribuce souvisí především se vznikem izolovaných populací na příhodných místech při migraci rostlin během střídání glaciálů a interglaciálů (Gerža, 2009). Endemy představují důležitou složku každé květeny, ať z hlediska poznání jejího historického vývoje a biogeografických vazeb nebo z pohledu ochrany přírody (Suda a Kaplan, 2012).

Dle současných poznatků se na území ČR a blízkém pohraničí vyskytuje necelá stovka endemických a subendemických druhů a poddruhů cévnatých rostlin, výčet však není ustálený vzhledem k subjektivnímu hodnocení evolučních znaků. Největší počet endemitů roste v oblasti Vysokých Sudet zahrnující Krkonoše, Kralický Sněžník a Hrubý Jeseník, z nichž nejvýznamnější jsou Krkonoše. Během holocénu zde došlo v subalpínském a alpínském stupni k izolaci populací mnoha druhů, jejichž vývoj mohl směřovat ke vzniku samostatných druhů a poddruhů. Jen v Krkonoších roste přibližně 25 endemických taxonů cévnatých rostlin, které se nikde jinde nevyskytují. Nejhojnějším endemickým druhem Krkonoš je *Campanula bohemica* (zvonek český), který se z míst primárního vysokohorského bezlesí rozšířil i na sekundární horské louky. Krom endemitů výhradně krkonošských se dalších devět vyskytuje nejen v Krkonoších ale i jiných částech ČR. Mimo endemitů vázaných jen na malé areály se v ČR vyskytují i druhy s větším rozšířením představující např. celou část Českého masivu, k nim patří *Aconitum plicatum* (oměj šalamounek) nebo *Gentianella praecox subsp. bohemica* (hořeček mnohotvárný český) – (Gerža, 2009).

Co se týče ekologie, tak v porovnávací studii mezi endemickými a běžně rozšířenými druhy nebyl nalezen žádný rozdíl v ekologii, morfologii, fyziologii, cytologii nebo genetice, který by rozumně vysvětloval rozdíly v jejich geografickém rozmístění. Porovnávány byly druhy rodu *Echinacea* (třapatka) a to *Echinacea tennesseensis*, což je endemit v Nashville (USA), a *Echinacea angustifolia*, což je běžně rozšířený druh v mnoha společenstvech. Při porovnání druhů rodu *Solidago* (zlatobýl) bylo zjištěno, že endemický druh *Solidago shortii*

má nižší kompetiční schopnosti a menší kapacitu pro formování semenné banky než geograficky rozšířený druh *Solidago altissima* (Baskin et al., 1997).

Porovnání znaků vzácných a běžných druhů ukazuje mnoho rozdílů v jejich ekologii, distribuci a relativně málo rozdílů v jejich biologických vlastnostech (Gabrielová et al., 2013). Mojí otázkou je, zda existuje nějaká souvislost mezi stupněm ohrožení a optimálními podmínkami klíčení. Zda všechny druhy kriticky ohrožené mají podobné podmínky klíčení a zda se tyto podmínky výrazně liší od druhů neohrožených nebo od druhů na stupni C4 nebo C3. Stejně tak si lze položit otázku, zda všechny druhy endemické mají podobné optimální podmínky klíčení.

4.6. Vliv příslušnosti k čeledi

Velkou vypovídací schopnost o podobnosti znaků může mít fylogenetická příbuznost. Například společným znakem může být typ dormance jako například u čeledi *Poaceae*, kde mají členové fyziologickou dormanci (Schütz, 2000). Společných znaků bývá však vždy více. Například pro čeleď *Raunculaceae* jsou to květy oboupohlavné, pravidelné s primárně pomnoženými a volnými tyčinkami. Listy jsou bez palistů vzácně s palisty, nejčastěji střídavé nebo vstřícné (Čvančara et al., 1988). Charakteristiky čeledi se týkají i charakteristik plodů a semen. Například u čeledi *Fumariaceae* je plodem dvouchlopňová tobolka nebo nažka. Semena jsou bohatá na endosperm, někdy jsou s masíčkem, embryo bývá malé s dvěma, výjimečně s jednou dělohou (Čvančara et al., 1988). Avšak studie příbuzných druhů často demonstrují, že dokonce i mezi blízce příbuznými druhy funkční a fyziologické podobnosti vznikly nezávisle na sobě (Ackerly, 2002).

Obvykle se studie v rámci analýz klíčivosti zabývají pouze rody (např. studie rodu *Carex* Schütz, 2000), nebo konkrétními druhy a vlivem rodičů tzv. maternal effect, který přispívá k fenotypu jednotlivých potomků (Roach a Wulff, 1987). Maternal effect byl zkoumán například ve studii druhu *Lychnis flos – cuculi* (kohoutek luční), kde bylo zjištěno, že vliv rodičů byl zřejmý ve velikosti semen a charakteristikách klíčivosti a dále že vliv okolí na mateřskou rostlinu v době produkce semen je méně důležitý než mateřský genotyp (Biere, 1991). Podobných studií bylo provedeno více (např. Miao et al., 1991; Richardson a Stephenson, 1992 nebo Vange et al., 2004) a je tedy zřejmé, že mateřské rostliny mají vliv na semena, klíčivost i semenáče. Je otázkou, zda příbuzné rostliny mají podobné mechanismy

v rámci reprodukce. V závěru článku o dormanci a klíčivosti rodu *Carex* autor uvádí, že vlastnosti ostřic je možné vztáhnout na celé *Cyperaceae* (Schütz, 2000), lze tedy uvažovat nad tím, zda i širší příbuzenský vztah, jako je čeleď, se projeví v charakteristikách semen a druhy v jedné čeledi budou mít podobné optimální podmínky klíčení.

4.7. Délka života rostlin

Délka života rostlin je různá. Některé se rozmnoží a odumřou, jiné mohou tvořit semena několikrát za život. Na základě těchto charakteristik můžeme rostliny rozdělit do dvou kategorií, monokarpické, které vyprodukují semena jednou za život a odumřou, a polykarpické, které semena produkují opakovaně po nedefinované období. Monokarpické rostliny jsou závislé na úspěšné reprodukci semen, zatímco polykarpické rostlinou mohou reprodukovat i poté co jeden rok selhaly. Délka života monokarpických rostlin může být jeden rok (jednoletky), dva roky (dvouletky) nebo několik let (monokarpické trvalky) – (Fenner a Thompson, 2005).

Jednoleté rostliny mají často životní cyklus pouze několik týdnů a v některých případech mohou mít několik generací do roka (Fenner a Thompson, 2005). Obvykle osídlují stanoviště, která se přesunují, takže jsou každý rok jindě. Na stanovištích, která mají množství vytrvalých rostlin, dochází k rozsáhlým kompetičním rozdílům, jelikož semenáče jednoletých rostlin jsou často kompetičně subdominantní k ustáleným trvalkám. Následně je zde ekologický problém jednoletek, jelikož semena musí být vyprodukována každý rok, pokud má populace přetrvat. Pro případ selhání mají tyto rostliny vždy semennou banku. Jednoleté rostliny budou dominantní při rané sukcesi, protože mají vysokou relativní růstovou rychlost, ačkoliv vytrvalé byliny budou konkurenčně dominantní v dlouhodobějším pohledu (Rees a Long, 1992).

Dvouletky obvykle první rok hromadí zdroje, které v příštím roce využijí k reprodukci (Fenner a Thompson, 2005). Pro dvouleté rostliny je stejně tak jako pro další monokarpické rostliny vznik semenáčku životně důležitý pro zachování populace. Pro mnoho dvouletek se uvádí, že mají velké roční rozdíly v počtu jednotlivců v populaci (Klinkhamer et al., 1988). Avšak tradiční rozdělení krátkověkých monokarpických rostlin na jednoletky a dvouletky dle studií populační dynamiky monokarpických rostlin v jejich přirozeném prostředí není vyhovující. Někdy rostliny mohou svůj cyklus ukončit do dvou let, ale častěji odloží

reprodukcí do dalších let, což často bývá ovlivněno podmínkami prostředí (Klinkhamer et al., 1991). Dlouho žijící monokarpické rostliny pak po celý život shromažďují zdroje k jedné velké reprodukci, po které odumřou (Fenner a Thompson, 2005).

Mezi polykarpické druhy nepatří jen byliny, ale také keře a stromy. U polykarpických trvalek je očekáváno, že budou mít nižší roční rezervy v průběhu jejich života oproti monokarpickým trvalkám, jelikož polykarpická rostlina si po odkvětu musí nechat zásoby, aby přežila do příštího vegetačního období, zatímco monokarpická rostlina během života zásoby strádat k jedné velké reprodukci (Fenner a Thompson, 2005). Vytrvalé polykarpické byliny představují důležitou část polo - přírodních trávníků v Evropě možná i proto, že jsou konkurenčně dominantnější oproti jednoletým rostlinám (Rees a Long, 1992). Některé druhy po delším nepříznivém období výjimečně regenerují ze starších semen přítomných v půdě, ale polykarpické druhy nemají semennou banku tak často jako jednoletky (Milberg, 1994),

V souvislosti s délkou života rostliny mě bude zajímat, zda jednoleté, dvouleté nebo vytrvalé rostliny budou mít podobné optimální podmínky klíčivosti.

4.8. Testování semen v genetické bance ve Vrchlabí

Součástí prací genetické banky oddělení ochrany přírody Správy krkonošského národního parku ve Vrchlabí je získávání informací o klíčení semen v definovaných podmínkách, případně nalézání vhodných algoritmů klíčení. Tyto data jsou získávána ze souběžně běžících testů, při čemž každý má jiné podmínky. Celkem jsou testy sestaveny na šestnáct různých režimů, ve kterých semena mohou klíčit. Metodika byla sestavena na základě zkušeností z jiných genetických bank v ČR i zahraničí.

Pro tyto testy jsou semena sbírána převážně z genofondové zahrady, ve které byly rostliny vypěstovány ze semen krkonošského původu. Není – li druh v genofondové zahradě pěstován, použijí se semena z původní populace. Před zahájením testů jsou semena skladována v takových podmínkách, aby si udržely svoji klíčivost. Dny suchého skladování jsou u každého testovaného druhu zaznamenány a pohybují se od několika týdnů až po více než roční skladování. Testy se zakládají do Petriho misek po 50 nebo 100 semenech, pouze v případě nedostatku semen se jejich počet sníží. Nejdůležitější roli při testování, hrají dva faktory a to světelný režim a teplota, ačkoliv některé typy klíčení jsou stimulovány roztokem kyseliny dusičné, roztokem kyseliny gibberelové nebo roztokem rašelíníku. Semena mohou

procházet chladnou stratifikací při 5°C, střídavými teplotami v 5°C po dobu 8 hodin ve tmě a v 18°C po dobu 16 hodin na světle nebo jsou při laboratorní teplotě 20°C. Termostat je nastaven na střídavé teploty podle průměrných teplot naměřených na meteostanici u Jestřábích bud, tedy cca v nadmořské výšce 1400 m v jarním období (duben a květen), což je období kde semena horských druhů klíčí a žijí. Každý typ testu má své specifické střídání teplot a dobu jejich působení na semena. Z testů je tedy získávána informace o typu popřípadě typech klíčení, které danému druhu vyhovují, a také procentuální poměr semen schopných vyklíčit. Tato data mi budou k dispozici pro další práci.

Mojí otázkou tedy je, zda existuje společný jmenovatel pro rostliny se stejným typem klíčení. Podobné optimální podmínky by při klíčení mohly vyžadovat druhy, které jsou ve stejné čeledi, mají stejný typ dormance semen, mají podobnou hmotnost semen nebo se šíří krajinou stejným způsobem. Podmínky klíčení by mohl ovlivňovat i věk rostliny, ze které byla semena sbírána. Jednou z možností je, že podobné optimální podmínky klíčení by mohly mít i rostliny na stejném stupni ohrožení. Další otázkou je, jak klíčení daného druhu souvisí s klíčením jiných druhů stejných společenstev – jsou podmínky pro klíčení všech druhů společenstva stejné, nebo naopak odlišné.

5. Závěr

Tato bakalářské práce měla za cíl představit faktory, které určují klíčení vzácných rostlin a mohly by vést k podobným nebo naopak odlišným optimálním podmínkám klíčení. Jako tyto faktory jsem zvolila typ dormance, velikost semen, mód šíření semen, koexistenci druhů ve společenstvu, dále vzácnost druhu a endemismus, příslušnost rostlin k čeledi a délku jejich života.

Jednotlivé faktory však mají i své omezující podmínky. Typ dormance semen přímo souvisí s podmínkami klíčení, a proto by mohl vést k podobnému typu klíčení různých druhů. Omezení spočívá v dostupnosti dat pro konkrétní druhy, kde není znám jejich typ dormance. Data o typu dormance jsou k dispozici spíše pro celé čeledě rostlin. Seskupením jednotlivých čeledí do skupin dle typu dormance, by vzniklo příliš široké rozpětí druhů, a tak nelze očekávat výsledky, který by vedly k podobným optimálním podmínkám klíčení. Širší rozptyl druhů, lze očekávat i po rozřídění druhů dle příslušnosti k čeledi. Tady už ale jsou užší příbuzenské vztahy a objevují se zde znaky týkající se rozmnožování a semen, takže lze očekávat jistou spojitost mezi příslušností druhu k čeledi a optimálními podmínkami klíčení.

Jako další faktor jsem zvolila velikost semen. Zde již byly provedeny studie zabývající se velikostí semen a klíčením a byly i nalezeny konkrétní vztahy. Je tedy pravděpodobné, že by podobná velikost semen mohla vést i k podobným podmínkám klíčení. Způsob šíření rostlin je dalším faktorem, který by mohl vést k podobným podmínkám klíčení. Druhy se stejným typem šíření sdílejí podobný soubor adaptací a jejich semena prochází obdobnými procesy. Za částečné omezení lze považovat to, že některé druhy se mohou šířit více způsoby. Délka života rostliny by také mohla hrát roli v podmínkách klíčení. Hlavní vliv zde bude mít, zda rostlina shromažďuje zdroje pro reprodukci po jeden rok nebo po několik let.

Jelikož se jedná o klíčení vzácných druhů tak dalším možným faktorem vedoucí k podobným podmínkám klíčení by mohl být stupeň ohrožení popř., zda je či není rostlina endemická. Vliv na podmínky klíčení by mohl mít i charakter stanoviště. Pokud na stanovišti rostou druhy spíše s podobnými vlastnostmi, tak by mohly mít i podobné optimální podmínky klíčení, avšak dle teorií popsaných v textu se spolu vyskytují druhy spíše s rozdílnými charakteristikami.

Tyto popsané faktory budou v mé další práci aplikovány na data klíčivosti vzácných krkonošských druhů cévnatých rostlin.

Seznam použité literatury

- Abrams P., 1983. The theory of limiting similarity. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 14, 359 – 376
- Ackerly D. D., 2002. Physiological Plant Ecology: 39th Symposium of the British Ecological Society. Cambridge University Press, ISBN 9780521549295 Chapter 20: Comparative plant ecology and the role of phylogenetic information, 391 – 412
- Ackerly D. D., Moles A. T., Tweddle J. C., Dickie J. B., Smith R. et al., 2007. Global patterns in seed size. *Global Ecology and Biogeography* 16, 109 – 116
- Adler P. B., Fajardo A., Kleinhesselink A. R., Kraft N. J. B., 2013. Trait – based tests of coexistence mechanisms *Ecology Letters* 16, 1294 – 1306
- Adler P. B., HilleRisLambers J., Levine J. M., 2007. A niche for neutrality. *Ecology Letters* 10, 95 – 104
- Alcántara J. M., Rey P. J., Sánchez – Lafuente A. M., Valera F., 2000. Early effects of rodent post – dispersal seed predation on the outcome of the plant – seed disperser interaction. *Oikos* 88, 362 – 370
- Bareš I., Dotlačil L., Vlasák M., Stehno Z., Faberová I., 2002. 50 let studia genetických zdrojů kulturních rostlin v Československé republice. *Sborník referátů ze semináře: Historie a současný stav práce s genofondy v ČR*, 5 – 13, ISBN: 80-86555-14-3
- Baskin C. C. a Baskin J. M., 2001. Seeds: Ecology, Biogeography, and, Evolution of Dormancy and Germination, Academic Press, ISBN 0 – 12 – 080263 - 5
- Baskin C. C. a Baskin J. M., 2004. A classification system for seed dormancy. *Seed Science Research* 14, 1 – 16
- Baskin J. M., Baskin C. C., Li. X., 2000. Taxonomy, anatomy and evolution of physical dormancy in seeds. *Plant Species Biology* 15, 139 – 152
- Baskin J. M., Snyder K. M., Walck J. L., Baskin C. C., 1997. Comparative autecology of endemic, globally – rare – and geographically – widespread, common plant species: three case studies. *Southwestern Association of Naturalists* 42 (4), 384 – 399
- Bevill R. L. a Louda S. M., 1999. Comparisons of related rare and common species in the study of plant rarity. *Conservation Biology* 13 (3), 493 – 498
- Biere A., 1991. Parental effects in *Lychnis flos – cuculi*: Seed size, germination and seedling performance in a controlled environment. *J. Evol. Biol.* 3, 447 – 465
- Brown J., Enright N. J., Miller B. P., 2003. Seed production and germination in two rare and three common co – occurring Acacia species from south – east Australia. *Austral Ecology* 28, 271 – 280

- Bruum H. H. a Poschlod P., 2006. Why are small seeds dispersed through animal guts: large numbers or seed size per se?. *Oikos* 113, 402 - 411
- Campoy J. A., Ruiz D., Egea J., 2011. Dormancy in temperate fruit trees in a global warming context. *Scientia Horticulturae* 130, 357 – 372
- Čvančara A., Dvořáková M., Hejný S., Hrouda L., Husák Š. et al, 1988. Květena České socialistické republiky. Acedamia Praha
- Dalvi R. R., Singh B., Salunkhe D. T., 1972. Influence of selected pesticides on germination and associated metabolit ganges in bean and mung bean seeds. *Journal of agricultural and food chemistry* 20 (5), 1000 - 1003
- Danvind M. a Nilsson Ch., 1997. Seed floating and distribution of apline plants along northern Swedish river. *Journal of vegetation science* 8, 271 – 276
- Dash A. K., 2012. Impact of domestic waste water on seed germination and physiological parameters of rice and wheat. *IJRRAS* 12 (2), 280 - 286
- Fenner M. a Thompson K., 2005. The Ecology of Seeds. Cambridge University Press, ISBN 0 – 521- 65311- 8
- Fér T., 2013. Šíření rostlin říčními koridory – co se dozvíme ze studia DNA. *Časopis ŽIVA* 1/2013, 11 – 14
- Gabrielová J, Münzbergová Z.,Tackenberg O., Chrtěk J., 2013. Can we distinguish plant species that are rare and endangered from other plants using their biological traits? *Folia Geobot* 48, 449 - 466
- Gao – lin W., Wei L., Guo – zhen D., 2011. Relationship between germination and seed size in Alpine shrubs in Tibetan plateau. *Park. J. Bot.* 43 (6), 2793 - 2796
- Gerža, 2009. Endemismus v České republice. *Ochrana přírody* 2, 12 - 15
- Gómez C. a Espadaler X., 1998. Myrmecochorous dispersal distance: a word survey. *Journal of Biogeography* 25, 573 - 580
- Griggs R. F., 1940. The ecolgy of rare plants. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 67 (7), 575 – 594
- Harčariková L. a Dvořák J., 2012. Jak semena putují krajinou. *Krkonoše – Jizerské hory* 4/ 2012, 20 – 21
- Harčariková L. a Zahradníková J., 2010. Banka semen ohrožených druhů Krkonoš. *Opera Corcontica* 47, 211 – 230
- Harčariková L. a Zahradníková J., 2013. Banka semen ohrožených druhů Krkonoš – klíčivost a hmotnost semen, část 2, *Opera Corcontica* 50, 119 – 142
- Harčariková L., ústní sdělení

- Chase J. M., Abrams P. A., Grover J. P., Diehl S., Chesson P. et al., 2002. The interaction between predation and competition: a review and synthesis. *Ecology Letters* 5, 302 – 315
- Int 1: Global Crop Diversity Trust, 2014. Svalbard Global Seed Vault [online] [cit. 19. 3. 2014] Dostupné z www.croptrust.org/content/svalbard-global-seed-vault
- Int 10: Leubner G., 2012. Seed dormancy [online] [cit. 9. 4. 2014] Dostupné z www.seedbiology.de/dormancy2.asp
- Int 11: NOAA, 2012. National Weather Service – Environmental Modeling Center [online] [cit. 18. 4. 2014] Dostupné z www.emc.ncep.noaa.gov/GEFS/.php
- Int 2: Kew, 2007. Why Kew saves plants [online] [cit. 28. 2. 2014] Dostupné z kew.org/science-conservation/save-seed-prosper/why-save-plants/htm
- Int 3: VMO, 2013. Banka semen ohrožených druhů rostlin [online] [cit. 28. 2. 2014] Dostupné z www.vmo.cz/rubriky/pro-badatele/sbirky-prirodovedneho-ustavu-vmo/banka-semen-ohrozenych-druhu-rostlin-bsod/
- Int 4: Kew, 2007. Introducing the Millenium Seed Bank Partnership [online] [cit. 28. 2. 2014] Dostupné z www.kew.org/science-conservation/millennium-seed-bank
- Int 5: Australian National Botanic Gardens, 2013. Building a unique collection of Australian native seeds for conservation and research [online] [cit. 28. 2. 2014] Dostupné z www.anbg.gov.au/gardens/living/seedbank
- Int 6: VÚRV, v. v. i., 2010. Oddělení genové banky [online] [cit. 28. 2. 2014] Dostupné z www.vurv.cz/index.php?p=oddeleni_genove_banky&site=vyzkum
- Int 7: KRNAP, 2010. Ochrana ex situ [online] [cit. 1. 3. 2014] Dostupné z www.krnep.cz/ochrana-ex-situ
- Int 8: ISOP, 2012. Databáze C1 rostlin [online] [cit. 22. 3. 2014] Dostupné z portal.nature.cz/publik_syst/ctihtmlpage.php?what=3&nabidka=hlavni
- Int 9: Royal Tasmania Botanical Gardens, 2009. Exogenous dormancy [online] [cit. 9. 4. 2014] Dostupné z www.rtbg.tas.gov.au/?base=314
- Ishii R. a Crawley M. J., 2011. Herbivore – induced coexistence of competing plant species. *Journal of Theoretical Biology* 268, 50 -61
- Klinkhamer P. G. L., De Jong T. J., Van Der Meijden E., 1988. Production, dispersal and predation of seeds in the biennial *Cirsium vulgare*. *Journal of Ecology* 76 (2), 403 – 414
- Klinkhamer P. G. L., De Jong T., Meelis E., 1991. The control of flowering in the monocarpic perennial *Carlina vulgaris*. *Oikos* 61, 88 - 95

- Koike S., Morimoto H., Kozakai C., Arimoto I., Soga M. et al., 2012. The role of dung beetles as a secondary seed disperse after dispersal by frugivore mammals in a temperate deciduous forest. *Acta Oecologica* 41, 74 – 81
- Kovář P., 2012. Ekosystémová a krajinná ekologie. Praha Univerzita Karlova, ISBN 978 – 80 – 246 – 2044 -2
- Kraft J. B. N. a Ackerly D. D., 2010. Functional trait and phlogenetic tests of community assembly across spatial scales in an Amazonian forest. *Ecological Monographs* 80 (3), 401 – 422
- Kuang J. J. a Chesson P., 2009. Coexistence of annual plants: Generalist seed predation weakens the storage effect. *Ecology* 90 (1), 170 – 182
- Milberg P., 1994. Germination ecology og the polycarpic grassland perennials *Primula veris* adn *Trollius europaeus*. *Ecography* 17, 3- 8
- Paine C. E. T., Baraloto C., Chave J., Hérault B., 2011. Functional traits of individual trees reveal ecological constraints on community assembly in tropical rain forests. *Oikos* 120, 720 – 727
- Pourová K., 2009. Přehled managementových studií lučních porostů na území Krkonošského národního parku. *Opera Corcontica* 46, 105 - 132
- Pringle E. G., Álvarez – Loayza P., Terborgh J., 2007. Seed characteristics ans susceptibility to pathogen attack in tree seeds of the Peruvian Amazon. *Plant Ecol* 193, 211 -222
- Předpis č. 134/1999 Sb. Sdělení Ministerstva zahraničních věcí o sjednání Úmluvy o biologické rozmanitosti. In: *Sbírka zákonů* 1999, částka 48, 2935 - 2948
- Quilichini A. a Debussche M., 2000. Seed dispersal and germination patterns in rare Mediterranean island endemic. *Acta Oecologica* 21 (6), 303 – 313
- Rees M. a Long M. J., 1992. Germination biology and the ecology of annual plants. *The American Naturalist* 139 (3), 484 – 508
- Roach D. A. a Wulff R. D., 1987. Maternal effects in plants. *Annual review of ecology and systemetics* 18, 209 - 235
- Schütz W, 2000. Ecology of seed dormancy and germination in sedges (*Carex*). *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 3/1, 67 – 89
- Sims H. J., 2012. The evolutionary deversification of seed size: Using the past to understand the present. *Evolution* 66-5, 1636 – 1649
- Stubbs W. J. a Wilson J. B., 2004. Evidence for limiting similarity in a sand dune community. *Journal of Ecology* 92, 557 – 567

- Suda J. a Kaplan Z., 2012. Rostlinný endemismus a endemity české květeny. *Časopis ŽIVA* 4, 168 – 174
- Štrusa J., Kwaitkowski P., Harčarik J., Zahradníková J., Krahulec F., 2009. Černý a červený seznam cévnatých rostlin Krkonoš. *Opera Corcontica* 45, 67 - 104
- Thompson K., Bakker J. P., Bekker R. M., Hodgson J. G., 1998. Ecological correlates of seed persistence in soil in the north – west European flora. *Journal of Ecology* 86, 163 – 169
- Thompson K., Bakker J., Bekker R., 1997. The soil seed bank of North West Europe: methodology, density and longevity. Cambridge University Press, ISBN 0 - 521 – 49519 – 9
- Thompson K., Gaston K. J., Band S. R., 1999. Range size, dispersal and niche breadth in the herbaceous flora of central England. *Journal of Ecology* 87, 150 – 155
- Udo E. J. a Fayemi A. A. A., 1975. The effect of oil pollution of soil on germination, growth and nutrient uptake of corn. *JEQ* 4/4, 537 – 540